Ket-noi.com chia se mien phi

ĐẶNG THỊ SY

TẢO HỌC

DT.015875

ĐHQG Hà Nội
NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

ĐẶNG THỊ SY

TẢO HỌC

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

Mục lục

Chương 1. **Đặc điểm sinh học của tảo** 1

1.1. Tảo là gì? 1
1.2. Sự phân bố của tảo 2
1.3. Vị trí của tảo trong sinh giới 4
1.4. Hình thái và cách thức sinh trưởng của tảo 5
1.5. Sinh sản ở tảo 8
1.5.1. Sinh sản vô tính 8
1.5.2. Sinh sản hữu tính và chu trình sống 9

Chương 2. **Vai trò của tảo trong tự nhiên và trong kinh tế - xã hội** 12

2.1. Phân bố và vai trò của tảo trong hệ sinh thái nước 12
2.1.1. Nhóm màng nước (neuston) 12
2.1.2. Nhóm phù du (phytoplankton) 12
2.1.3. Nhóm sống bám 22
2.2. Công nghệ nuôi cấy và sử dụng tảo trong nuôi trồng thủy sản 23
2.3. Tảo là chỉ thị sinh học của môi trường 25
2.3.1. Khả năng chỉ thị sinh học của tảo trong môi trường nước 26
2.3.2. Các phương pháp dùng tảo làm chỉ thị môi trường 27
2.4. Gây nhiễm độc môi trường 29

Chương 3. **Phân loại tảo** 31

3.1. Các hóa thạch tảo 33
3.2. Phân loại 37
3.2.1. Ngành Tảo đỏ - Rhodophycophyta 37
3.2.1.1. Đặc điểm sinh học 37
3.2.1.2. Phân loại 37
3.2.2. Ngành Tảo hai roi lông - Cryptophycophyta 68
3.2.3. Ngành Tảo hai rãnh - Dinophycophyta 70
3.2.3.1. Đặc điểm sinh học 70
3.2.3.2. Phân loại 77
3.2.4. Ngành tảo có phần phụ - Haptophycophyta 79

3.2.5. Ngành Tảo vàng ánh - Chrysophycophyta 81
3.2.5.1. Đặc điểm sinh học 81
3.2.5.2. Phân loại 82
3.2.6. Ngành Tảo vàng - Xanthophycophyta 85
3.2.6.1. Đặc điểm sinh học 85
3.2.6.2. Phân loại 85
3.2.7. Ngành Tảo động bào tử có điểm mắt - Eustigmatophycophyta 90
3.2.8. Ngành Tảo silic - Bacillariophycophyta 91
3.2.8.1. Đặc điểm sinh học 91
3.2.8.2. Phân loại 91
3.2.9. Ngành Tảo nâu - Phaeophycophyta 99
3.2.9.1. Đặc điểm sinh học 99
3.2.9.2. Phân loại 102
3.2.10. Ngành Tảo mắt - Euglenophycophyta 112
3.2.11. Ngành Tảo lục - Chlorophycophyta 118
3.2.11.1. Đặc điểm sinh học 118
3.2.11.2. Phân loại 120
3.2.12. Ngành Tảo vòng - Charophyta 170

Tài liệu tham khảo 173

LỜI NÓI ĐẦU

Tảo hiện được thừa nhận rộng rãi là thực vật bậc thấp, đại đa số có cấu trúc đơn giản và tự dưỡng nhờ quang hợp. Vai trò của tảo trong hệ sinh thái nước tương tự như vai trò của thực vật bậc cao trong hệ sinh thái trên cạn. Tuy nhiên tảo ít được biết rộng rãi hơn so với thực vật bậc cao là do phần lớn chúng có kích thước hiển vi và sống ở nước.

Trong giáo trình *Phân loại thực vật, Thực vật học* hay *Hệ thống học thực vật* dùng cho bậc cử nhân, tảo được giới thiệu tương đối đầy đủ về các đặc điểm sinh học cơ bản và sơ lược hệ thống phân loại. Các giáo trình trên chỉ mới cung cấp các kiến thức sinh học cơ bản cho việc tìm hiểu sự cực kỳ đa dạng về mọi mặt của tảo.

Trên thế giới, tảo đã được nghiên cứu nhiều và rất sớm có lẽ là do tầm quan trọng cũng như sự đa dạng của chúng trong hệ sinh thái nước, do cấu trúc đơn giản và nhiều đặc điểm sinh học độc đáo của chúng nên được dùng cho thí nghiệm của nhiều nghiên cứu về sinh lý - sinh hóa thực vật, sách viết về tảo tuy không nhiều và đầy đủ như sách viết về thực vật bậc cao nhưng cũng không phải là hiếm những sách viết bằng tiếng Nga, tiếng Anh, tiếng Trung, tiếng Pháp và tiếng Đức. Tuy nhiên các sách này được nhập về Việt Nam theo con đường chính thức không có là bao, trên thực tế hầu như là không có. Đó là nguyên nhân mà các nhà nghiên cứu về tảo ở Việt Nam không thể tìm được tài liệu tham khảo về tảo trong các thư viện. Số người nghiên cứu về tảo ở Việt Nam có thể nói chỉ đếm trên đầu ngón tay, do vậy sách biên soạn chung cũng như các chuyên khảo về tảo biên soạn bằng tiếng Việt thậm chí còn ít hơn số nhà tảo học của Việt Nam.

Bản thân tôi giảng dạy về tảo cho sinh viên cử nhân và học viên cao học cũng như nghiên cứu sinh của các chuyên ngành có liên quan đến tảo đã gặp rất nhiều khó khăn trong việc giảng dạy và giúp đỡ sinh viên cũng như các nhà nghiên cứu trên các lĩnh vực khác có liên quan tới tảo. Từ lâu tôi đã rất mong mỏi các nhà tảo học Việt Nam biên soạn các cuốn sách về tảo để cho sinh viên cũng như các nhà nghiên cứu trên các lĩnh vực khác liên quan tới tảo có tài liệu tham khảo.

Trên cơ sở nhu cầu cho học tập và nghiên cứu của sinh viên chuyên ngành Thực vật học và chuyên ngành Thủy sinh vật học. Tôi đã cố gắng và mạnh dạn biên soạn chuyên đề này. Mong rằng chút kiến thức về tảo gom góp được từ các nghiên cứu của các nhà tảo học trên thế giới và Việt Nam cũng như của bản thân trình bày trong chuyên đề này sẽ phần nào giúp cho sinh viên và những ai muốn tìm hiểu về tảo có thể tham khảo.

Rất mong nhận được sự góp ý của đồng nghiệp để cuốn sách này được đầy đủ và hữu ích hơn cho học tập và nghiên cứu.

Tôi chân thành cám ơn Trường đại học Khoa học Tự nhiên, Đại học Quốc gia Hà Nội đã tạo điều kiện cho tôi hoàn thành cuốn sách này.

Tác giả

Chương 1
ĐẶC ĐIỂM SINH HỌC CỦA TẢO

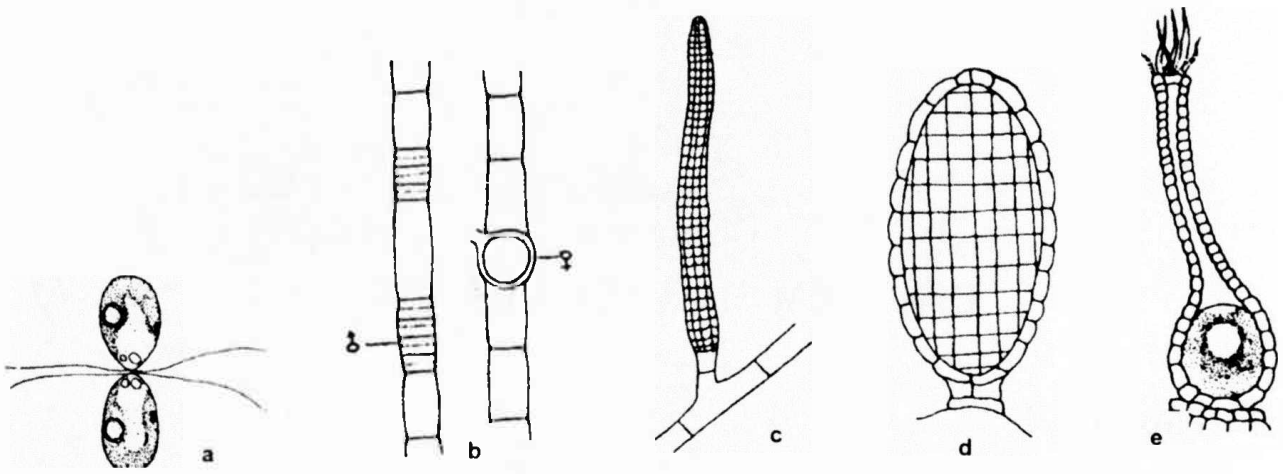
1.1. Tảo là gì?

Nếu như không học qua phổ thông cơ sở có thể nhiều người không có khái niệm về tảo cả về thuật ngữ cũng như về loại sinh vật này. Có người cứ theo hiện tượng cụ thể mà gọi tảo là váng hay là rêu do quen miệng gọi "rong rêu". Rong là từ chỉ chung cho các loài rong thuộc thực vật bậc cao ở nước, ngoài ra mỗi loài đều có tên riêng, còn loại làm cho nước có màu xanh hoặc có váng xanh, xanh vàng hay đỏ thì người dân nhiều nơi cho là "rêu". Không chỉ ở nước ta mà trên thế giới thuật ngữ "tảo" (Algae) cũng là xa lạ với phần đông công chúng, nó được hiểu khác nhau. Thậm chí ngay cả các nhà thực vật cũng đã rất lúng túng trong việc tìm một định nghĩa cho tảo. Những người không có chuyên môn đã cho chúng những cái tên như "váng ao", "nước bọt ếch", "rêu nước" và "cỏ biển".

Tảo có các đặc điểm phân biệt rõ rệt với các thực vật khác, nhưng những nét thực sự đặc trưng của chúng là rất tinh tế. Phần lớn tảo sống ở nước, nhưng cũng có một số rêu, dương xỉ, cây hạt kín sống ở trong nước ngọt và thậm chí môi trường nước biển cũng có thực vật hạt kín sống, được gọi là "cỏ biển" (chúng không thuộc họ hòa thảo) cũng thích nghi đời sống ở nước như tảo. Cũng có rất nhiều tảo sống ở trên và trong đất. Do vậy nơi sống của chúng là nước không phải là đặc điểm cơ bản để phân biệt tảo với các thực vật khác.

Theo Michael J. W. thì ba đặc điểm khác biệt trong sinh sản của tảo làm nó tách biệt với các thực vật còn lại là: *thứ nhất* là các tảo đơn bào tự nó có thể giữ chức năng giao tử (H.1.a); *thứ hai* là một số tảo đa bào, giao tử có thể được sản xuất trong một bọc chứa đơn bào đặc biệt gọi là túi giao tử (H.1.b); *thứ ba* là trong trường hợp giao tử nang là đa bào (H.1.c) thì mọi tế bào của giao tử nang là tế bào sinh sản, nghĩa là có thể sản sinh giao tử (trừ *Charophyco-phyta* - Tảo vòng). Các đặc điểm này không có ở rêu, quyển bá (H.1d, 1e) cũng như các nhóm thực vật khác. Trong sinh sản vô tính ở tảo, nhiều loài sản sinh động bào tử và bất động bào tử trong bào tử nang đơn bào, hoặc bào tử nang là đa bào thì tất cả các tế bào đều là tế bào sinh sản. Từ các đặc điểm trên cho thấy, tảo là các sinh vật có cấu tạo đơn bào, tập đoàn hay đa bào đơn giản hoặc phân hóa thành thân rễ lá giả. Dinh dưỡng là tự dưỡng nhờ có sắc tố quang hợp, dị dưỡng chỉ có ở một số sống trong điều kiện đặc biệt. Cơ quan sinh sản là chính cơ thể đơn bào hay là đơn bào hoặc đa bào ở các cơ thể đa bào, nếu là đa bào thì tất cả các tế bào đều là tế bào sinh sản (trừ Tảo vòng).

Hiện nay đã phát hiện được khoảng 40.000 loài tảo trên toàn thế giới. Người ta dự đoán số lượng này chỉ chiếm khoảng 11% số loài thực có. Ở Việt Nam, theo "*Danh lục các loài thực vật Việt Nam*" phát hành năm 2001 thì số loài tảo đã phát hiện được là trên 2000 loài.



Hình 1: **Sinh sản ở tảo**

Sinh sản của tảo (a) - (c) và sinh sản của thực vật không phải là tảo (d), (e). (a) kết hợp của hai giao tử là hai tế bào dinh dưỡng của tảo đơn bào; (b) giao tử nang đơn bào của tảo dạng sợi; (c) giao tử nang đa bào của Ectocarpus, mọi tế bào sản sinh giao tử; (d) túi noãn và (e) túi tinh của quyển bá, đại diện cho thực vật không phải tảo, cơ quan sinh sản đa bào bao gồm cả tế bào sinh tinh trùng và tế bào sinh dưỡng (theo Bold - 1976)

1.2. Sự phân bố của tảo

Không ngoa nếu nói rằng tảo có ở khắp nơi, vì ngay trong đất sa mạc và băng tuyết vĩnh cửu người ta vẫn thấy có khá nhiều loài tảo có thể sinh sống.

Tảo thủy sinh sống bên trong, bên trên, ở giữa hay sát mặt nước; bên trên mặt nước là toàn bộ cơ thể (trừ phần tiếp xúc với nước) là khí sinh, sát mặt nước thì chúng cũng chìm trong nước nhưng luôn bám sát mặt nước, còn ở giữa mặt nước thì ít nhiều có phần cơ thể nằm trong không khí. Tảo sống trong nước có độ muối dưới 0,05‰ gọi là tảo nước ngọt. Tảo sống trong nước có độ muối từ 0,05-32‰ là tảo nước lợ, còn trong nước có độ muối trên 32‰ là tảo nước mặn. Độ muối của nước biển khơi phần lớn là 33-40‰. Một số tảo sống được ở các phá của Texas (Mỹ) có độ muối lên tới 100‰ vào mùa khô. Ngược lại, những tảo sống ở hồ núi hay ở một số vùng đặc biệt có độ muối chỉ là 0,0036‰. Một số tảo có thể chịu đựng được biên độ muối đặc biệt lớn như *Enteromorpha* bám trên thành tàu vẫn sống khi tàu di chuyển qua lại giữa nước ngọt và nước mặn.

Ngoài độ muối, sự phân bố của tảo còn phụ thuộc vào dinh dưỡng. Thủy vực nghèo dinh dưỡng có các chất hòa tan nhỏ hơn 0,1‰, còn lớn hơn 0,1‰ là thủy vực giàu dinh dưỡng. Thủy vực nghèo dinh dưỡng thường có mật độ cơ thể của tảo thấp, nhưng đa dạng loài của tảo thường cao hoặc không thấp. Thành phần tảo trong các thủy vực nước ngọt còn phụ thuộc vào độ pH, nước có pH>7 là nước kiềm có các chi ưu thế đặc trưng riêng, còn pH<7 là nước axit cũng có các chi ưu thế đặc trưng của nó. Ngoài ra, phân bố của tảo còn phụ thuộc vào tốc độ dòng chảy, đặc tính nền đáy, vị trí địa lý và khí hậu. Ngày nay do tác động mạnh mẽ của con người lên môi trường nước đã làm thay đổi và tạo thành nhiều loại hình thủy vực có đặc tính lý hóa khác nhau và khác xa với đặc tính ban đầu của chúng, do vậy các kiểu khu hệ tảo là cực kỳ phong phú.

Trong mỗi thủy vực đều có tảo sống phù du (plankton), sống đáy (benthos) và sống ở màng nước (neustonic). Tảo sống phù du có thể thu bằng lưới có 180 lỗ trong $1mm^2$ (No64). Chúng có khả năng sinh trưởng phát triển nhanh khi trong môi trường có dư thừa các muối dinh dưỡng hòa tan và gây nên hiện tượng "nước nở hoa", thường gặp là

Vi khuẩn lam, Tảo lục, Tảo silic, Tảo vàng ánh, Tảo hai rãnh, Tảo mắt và Tảo vàng. Tảo sống ở khu vực đáy bao gồm các tảo sống tự do hay sống bám trên đáy và trên các vật ẩn nhập dưới nước cũng như các sinh vật thủy sinh khác. Tảo sống bám trên đá được gọi là epilithic, bám trên bùn cát là epipelic, bám trên thực vật là epiphytic, bám trên động vật là epizoic. Tảo bám trên vỏ cây là corticolous, cộng sinh là symbiotic, ngoài ra có một số tảo sống ký sinh là parasitic. Tảo biển được chia ra tảo sống ở vùng trên triều (supralittoral), vùng triều (intertidal) và vùng dưới triều (sublittoral). Tảo sống ở trên và trong đất là edaphic. Hiện tại tảo sống trên đá ẩm, gỗ, cây sống và bề mặt đất ẩm đã được phát hiện khá nhiều, còn tảo ở dưới mặt đất chưa được rõ ràng lắm. Theo Shtina (1974) đã phát hiện 1410 loài và dưới loài tảo sống trong đất trên lãnh thổ Liên Xô cũ, phần lớn các loài này thuộc Vi khuẩn lam.

Vai trò của tảo trong đất không rõ ràng, nhưng chắc chắn chúng có sự liên quan trong mối quan hệ qua lại, hoặc kích thích, hoặc kìm chế các sinh vật đất khác (Parker and Bold, 1961). Bailey và các cộng sự (1975) đã đưa ra nhận xét trên cơ sở thí nghiệm là tảo quan trọng trong việc làm ổn định và cải thiện lý tính của đất bởi kết gắn các hạt và tăng vật chất hữu cơ. Theo Parker (1961, 1971d) thì tảo sống trong đất là dị dưỡng, không cần ánh sáng, nhưng những đặc tính của sự dị dưỡng này còn nhiều điều khó hiểu.

Theo Chantanachat và Bold (1962), Friedmann cùng các cộng sự (1967, 1971) đã phát hiện thấy sự hiện diện của nhiều thứ tảo trong sa mạc, nguồn nước cung cấp cho chúng có thể là sương. Các tác giả này đã phân biệt tảo sống trong đất sa mạc là endedaphic, sống trên bề mặt đất sa mạc là epidaphic, sống trên đá ở sa mạc là hypolithic, sống trong kẽ nứt của đá là chasmolithic và xâm nhập vào trong đá là endolithic. Trainor (1970) đã thông báo thí nghiệm nuôi trồng tảo trong đất sấy khô suốt hơn 10 năm trong phòng thí nghiệm. Booth (1941) đã cho rằng vài Vi khuẩn lam dạng sợi là một trong số các thực vật tiên phong trên đất bóc trần thành công nhờ tạo nên lớp vỏ cứng làm giảm bốc hơi nước và chống xói mòn.

Brook (1968) đã khám phá thủ phạm làm đổi màu các mái nhà và các cao ốc ở Mỹ và Canada là Vi khuẩn lam và Tảo lục.

Ngoài ra một số tác giả còn khám phá một số lượng loài tảo đáng kể sống trên *Corticolous* và ở trong vỏ cây (Edwards, 1968; Cox and Hightower, 1972; Wylic and Schlichting, 1973). Trong thành phần của địa y, nhiều tác giả cũng đã khám phá ra một số lượng lớn loài tảo và Vi khuẩn lam (Ahmadjian, 1967). Trong nguyên sinh động vật (*Protozoa*), ruột khoang, thân mềm và giun cũng có một số tảo sống như dạng cộng sinh, như trong *Paramecium*, *Hydra*, *Mollus* và một số Hải miên nước ngọt có loài tảo giống *Chlorella* (Cooke, 1975). Một số Tảo giáp (*Zooxanthellae*) sống trong san hô có mối liên kết mật thiết qua quang hợp của chúng là yếu tố quan trọng đầu tiên của quần thể san hô. Berison và Muscatine (1974) bằng thí nghiệm đã chứng minh các sản phẩm quang hợp có C^{14} của tảo ngay lập tức xuất hiện trong lipit và các protein của các động vật chủ nhà, các sản phẩm ngoại bào dao động từ 20-50% sản phẩm quang hợp của tảo. Pearse (1974) đã chứng minh loài hải qùy chứa tảo vận động theo ánh sáng, trong khi những loài hải qùy không chứa tảo thì không vận động. Sự hợp tác khá toàn diện của tảo với động vật cũng đã được D. Smith và các cộng sự chứng minh. Nhiều tài liệu về nội cộng sinh của tảo với *Hydra* đã được Pardy (1974) tổng kết. Thú vị là đã phát hiện sự hợp tác sống của tảo lục *Platymonas* với giun dẹt (*Convoluta voscoffensis*), dường như sự phát triển của giun dẹt phụ thuộc vào sự có mặt của tảo (Oschman, 1966; Provasoli và các cộng tác, 1968). Muscatine và các cộng sự (1974) đã chứng minh tảo giải phóng axit amin cho động vật chứ không phải toàn dưỡng và chúng hoàn toàn phụ

thuộc vào tảo. Muscatine và các cộng sự đã xem xét lại cái chung trong mối quan hệ cộng sinh giữa chủ là động vật không xương sống với tảo cho thấy vách tế bào tảo có thể là biến đổi, không đổi hoặc không có.

Khi nghiên cứu và thảo luận về nơi sống của tảo cần lưu ý một số hiệu quả của tảo lên môi trường thông qua việc tiết vào môi trường một số vật chất (Hellebus, 1974). Kết quả nghiên cứu của Aaronson và các cộng sự đã khám phá ra *Ochromonas* có đóng góp ADN, ARN, cacbonhydrat, các vitamin và protein (bao gồm các men) vào môi trường chung quanh. Sự vận chuyển các vật chất này giữa tảo với tảo và giữa tảo với các cơ thể khác đã được nghiên cứu bởi Lange (1970), Harlin (1973), Bauld và Brock (1974). Các chất đó trong thí nghiệm nuôi trồng thấy có hiệu quả kích thích và ức chế giữa tảo với tảo, giữa tảo với vi khuẩn và nấm (Parker và Bold, 1961; Fitzgerald, 1969; Kroes, 1971; v.v.), cũng có thể xảy ra sự hỗ sinh tương tự giữa tảo và các sinh vật khác trong tự nhiên. Một số vật chất tiết ra có hiệu quả kháng sinh (Burkholder và cộng sự, 1960; Berland và cộng sự, 1972 và Khaleafa cùng cộng sự, 1975). Deig và cộng sự (1974) đã có thí nghiệm cho thấy dịch chiết của một số tảo đỏ phổ biến đã có tác dụng làm ngừng sao bản của virus gây bệnh phồng rộp da kiểu I và II khi lạnh và ở vùng sinh dục.

Cuối cùng là một số tảo hoặc các sản phẩm của chúng là độc cho các động vật khác nhau (Gorhan, 1964; Harris và Janes, 1974). Từ lâu người ta đã phát hiện nhiều loài thuộc Tảo hai rãnh tiết các độc tố. Gần đây, người ta đã phát hiện được một số Tảo silic thuộc chi Pseudonitzschia (*P. multiseries, P. australis, P. pseudodelicatissima, P. pungens, P. multiseries*) sản sinh chất độc gọi là axit domoic, axít này có tác dụng độc lên thần kinh người. Axit domoic được sinh ra khi tảo sinh trưởng bị thiếu silicát hoặc phốt phát (Đặng Đình Kim, 1999)

Sự phân bố của tảo sống trong nước có liên quan tới các yếu tố như thủy triều, dòng chảy, sự kích động của gió. Ngoài ra, Proctor (1966) và Atkinson (1972) còn chứng minh vai trò của chim nước trong sự phân bố của tảo. Schlichting (1970, 1971) đã cho rằng tảo sống trong nước có thể được vận chuyển bởi sự nổ của các bóng khí và các dòng không khí.

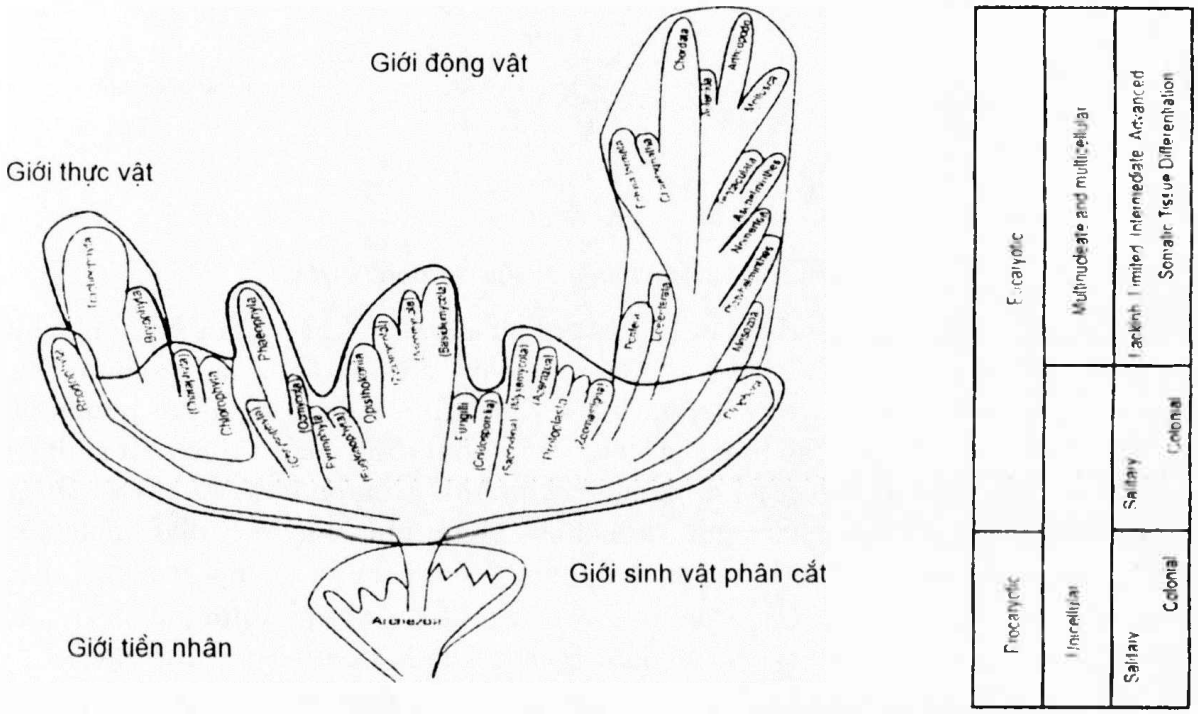
Tảo đất và các tảo xuất hiện trong các đĩa khô, trên bờ ao là phát tán nhờ các dòng không khí (Schlichting, 1964, 1970, 1974a,b; MeElhenney và các cộng sự, 1962). Mcgovern và các cộng sự (1966) cho rằng một số tảo có trong không khí đã là nguyên nhân gây dị ứng, Bernstein và Safferman (1970) đã tìm ra tảo sống trong bụi nhà.

Bên cạnh đó, nhiều tảo có thể sống ở những nơi đặc biệt khắc nghiệt, đáng lưu ý là sự thịnh vượng của chúng trên tuyết (Stein và Brooke, 1964; Stein và Amundsen, 1967; Kol, 1968; Thomas, 1972; Gorrath và Nicholls, 1974; Hoham, 1973, 1974a, b, 1975a, b, 1976 v.v.) và ngược lại một số tảo ưa nhiệt lại chỉ sống vào mùa nóng hoặc có thể sống trong các suối nước nóng. Một số tảo có thể sống trên sa mạc hoặc trên thân cây mọc ở các đỉnh núi cao.

1.3. Vị trí của tảo trong sinh giới

Trong giới thực vật, tảo luôn được nghiên cứu đầu tiên bởi một số lý do sau: *Thứ nhất* là trong bằng chứng hóa thạch cuối tiền Cambri đã chỉ ra có vài nhóm tảo có nhân (Schopf và Blacic, 1971). Như vậy, tính cổ xưa của tảo trong lịch sử các sinh vật sống chứng tỏ địa vị đầu tiên của chúng trong giới thực vật. *Thứ hai* là cấu tạo đơn giản của tảo so với các nhóm khác của thực vật, đặc biệt là các thực vật có mạch. *Thứ ba* là có thể dùng chúng để minh họa cho nhiều hiện tượng sinh học quan trọng và rất rõ ràng

như sinh sản hữu tính mà trong các thực vật khác đã bị phức tạp bởi các đặc điểm thứ cấp. Hầu hết các nhà thực vật, tùy thuộc vào các quan điểm về tảo, đã cho tảo (đặc biệt là Tảo lục) là tổ tiên của các thành viên đang tồn tại của giới thực vật, vì chúng có nhiều đặc điểm tương tự trong thành phần sắc tố (có diệp lục a,b) và chất dự trữ (tinh bột). Theo quan điểm chia sinh giới làm hai giới (thực vật và động vật) thì tảo thuộc giới thực vật, nhưng hệ thống 4 giới của Copeland (H.2) đã để toàn bộ tảo vào trong giới sinh vật phân cắt (Protista) cùng với nấm và nguyên sinh động vật. Theo hệ thống 5 giới của Whittaker thì chỉ có Tảo đỏ, Tảo nâu và một số Tảo lục là thuộc giới thực vật, còn các ngành khác thuộc giới sinh vật phân cắt (Protista). Hệ thống 5 giới của Magulis lại đưa toàn bộ tảo vào giới sinh vật phân cắt. Hệ thống 4 giới của Gordon đã bỏ giới sinh vật phân cắt và để toàn bộ tảo vào giới thực vật (H.3). Theo Gordon, hệ thống 4 hay 5 giới chỉ là rút gọn cho dễ hiểu, còn thực tế nếu theo đúng nghĩa của giới thì phải chia sinh giới làm 19 giới, trong đó tảo chiếm 7 giới (H.4) là giới Tảo *Rhodophyta*, giới Tảo *Euglenophyta*, giới Tảo *Haptophyta*, giới Tảo *Cryptophyta*, giới Tảo *Dinophyta*, giới Tảo *Eustigmatophyta* và giới Tảo *Heterocontophyta* gồm 4 ngành của nhóm sắc tố vàng nâu (Tảo vàng, Tảo vàng ánh, Tảo silic và Tảo nâu), ngành Tảo lục lại để vào giới Thực vật.



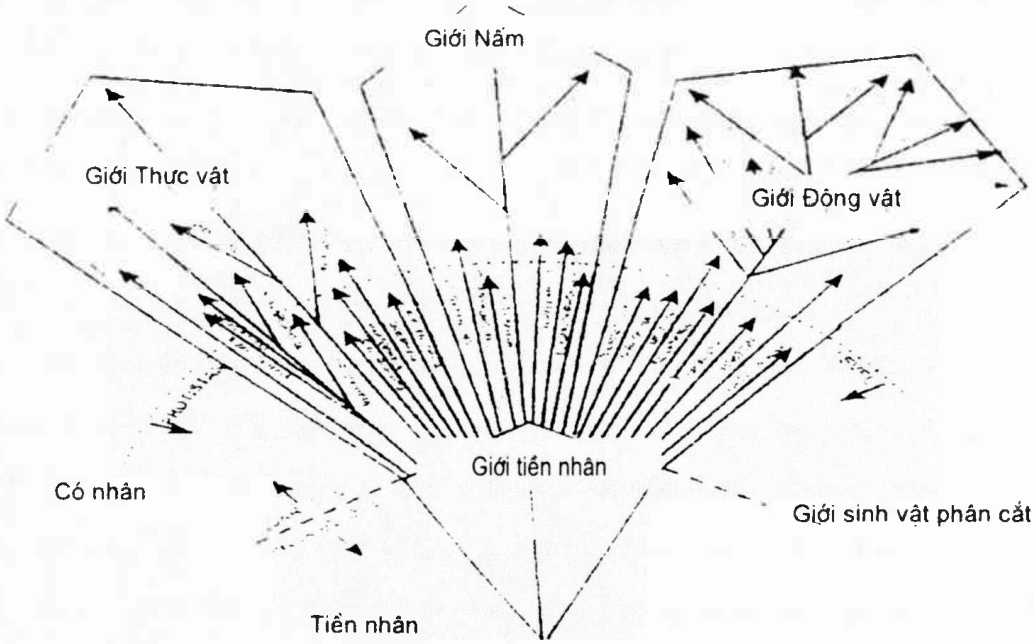
Hình 2: **Hệ thống 4 giới của Copeland (1975)**

1.4. Hình thái và cách thức sinh trưởng của tảo

Hình thái tảo rất đa dạng, từ dạng rất đơn giản như đơn bào tới các dạng rất lớn và phức tạp như Tảo bẹ khổng lồ và Tảo vòng. Các tảo nhỏ (1x1,5µm) như *Micromonas* và các loài *Chlorella* (5-8µm) tương đương kích thước vi khuẩn nhưng chúng có nhân. Các tảo bẹ lớn chiều dài có thể đạt 60m.

Các kiểu hình thái cơ thể là đơn bào, tập đoàn, sợi, màng, bản, ống, và cao hơn là kiểu cây có bộ phận giống rễ, thân và lá. Do các cơ quan này bên trong không có mô mạch, mặc dù các tế bào dẫn ở một số tảo có hình dạng giống phloem. Kiểu tập đoàn có

hai loại: *loại một* là khối tập hợp không giới hạn số lượng tế bào, tiếp tục sinh trưởng bởi phân chia tế bào của các thành viên của chúng và sinh sản do sự vỡ ra (*Pediastrum, Coelastrum, Dictyosphaerium*); *loại hai* gọi là cộng đơn bào có số lượng tế bào nhất định ở nguyên bản của nó và không tăng lên trong suốt đời sống, thậm chí các tế bào bị mất hay phá hỏng do một nguyên nhân nào đó cũng không được bù đắp (*Scenedesmus, Pandorina, Eudorina*).



Hình 3: **Hệ thống bốn giới của Gordon (1975)**

Sự sinh trưởng của các tảo đa bào khác nhau cũng rất khác nhau. Kiểu phổ biến là tất cả các tế bào trong cơ thể đều trải qua phân chia, do vậy tất cả các cơ quan đều tăng kích thước như ở *Ulva, Enteromorpha*. Kiểu thứ hai là sinh trưởng địa phương (từng phần) thì sự phân chia tế bào hạn chế ở các phần nhất định của cơ thể, như sinh trưởng ở đỉnh chỉ diễn ra ở đỉnh tản và đỉnh của các nhánh (*Cladophora, Fucus* và *Dictyota*); sinh trưởng ở gốc ít gặp hơn, người ta mới chỉ khám phá thấy ở Bulbochaete và sinh trưởng lóng cũng hay gặp, sinh trưởng địa phương có thể diễn ra ở một hoặc vài chỗ khác nhau trên cơ thể. Ở Tảo lục *Oedogonium*, trong cơ thể chúng chỉ những tế bào nhất định trên sợi trải qua phân chia hoặc ở Tảo nâu *Desmarestia* là *Laminaria* cũng vậy.

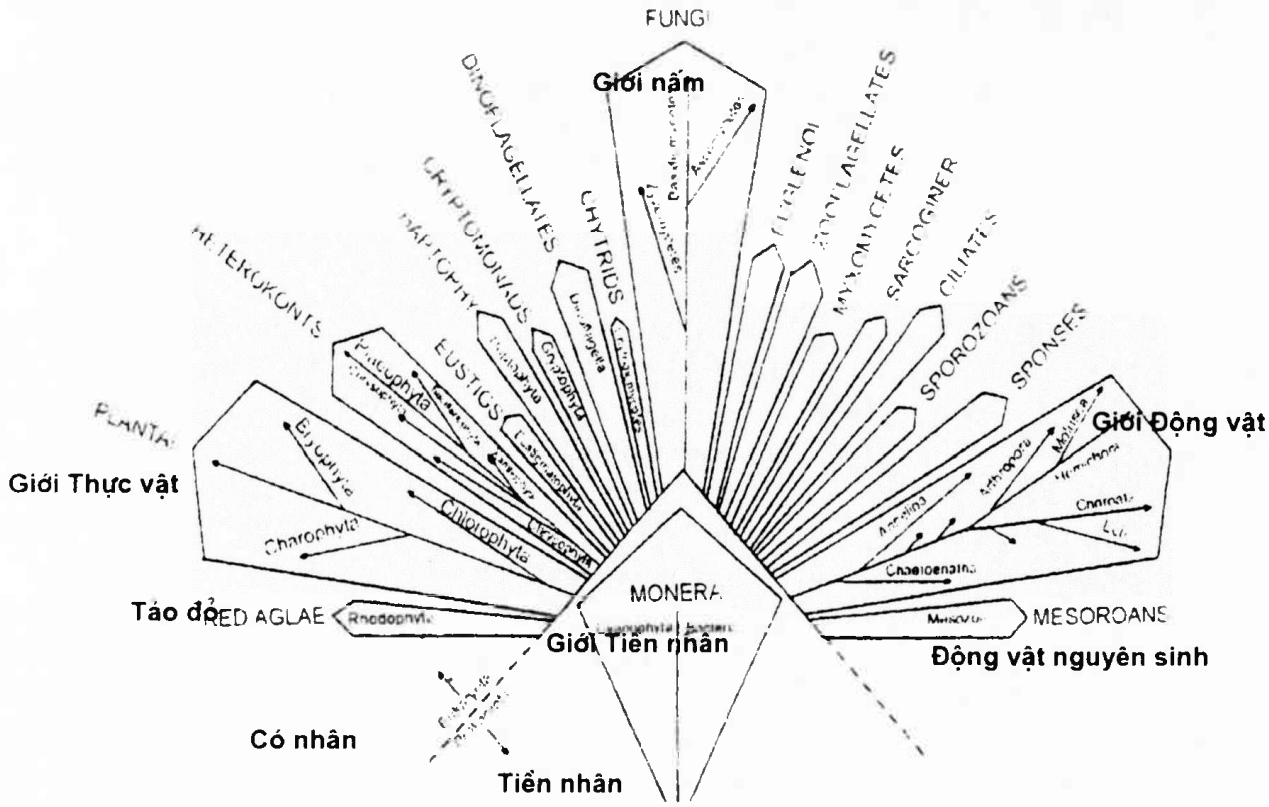
Đã có một giả định rằng tảo đơn bào có roi là tổ tiên đã tiến hóa tạo nên sự đa dạng của tảo bởi hai nhánh lớn: nhánh một là các tảo không chuyển động trong giai đoạn sinh dưỡng và giai đoạn chuyển động là bằng roi; nhánh hai là tập đoàn chuyển động, có ở Tảo lục, Tảo vàng ánh, kiểu này gọi là Volvocine - để chỉ tới *Volvox*.

Trong số tảo không chuyển động cũng có dạng tập đoàn gelatin như các tập đoàn kiểu Palmella có ở Tảo lục (*Tetraspora*), Tảo vàng (*Chlorosaccus*) và Tảo vàng ánh (*Phaeosphaera*)

- Kiểu đơn bào và kiểu tập đoàn không chuyển động có ở trong hầu hết các ngành tảo (Tảo nâu là một ngoại lệ), những dạng này có thể thiếu giai đoạn chuyển động bằng roi.

- Kiểu sợi có ở Tảo lục, Tảo vàng, Tảo nâu, Tảo đỏ và một số Tảo silic nhất định.

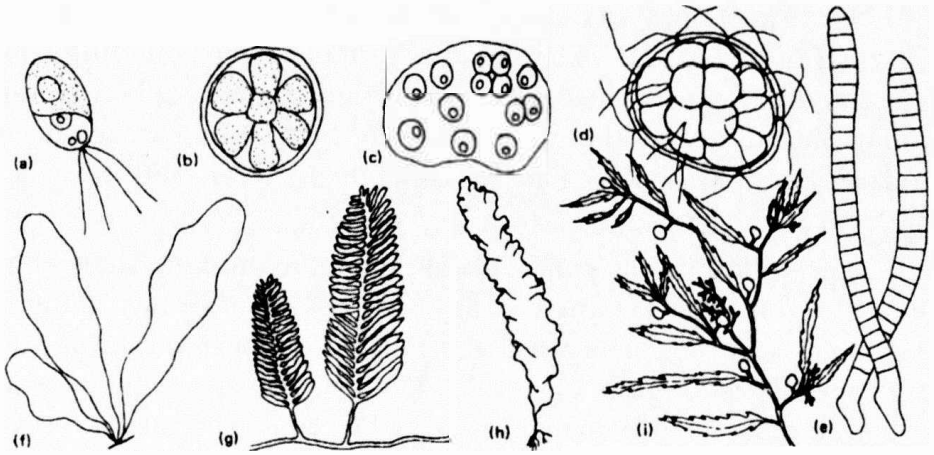
- Kiểu màng và bản có ở một số chi của Tảo lục, Tảo nâu và Tảo đỏ (lưu ý là một số dạng trong kiểu sợi, màng và dạng tập hợp vài tế bào(*Chlorosarcinopsis*) là dạng khởi đầu của qúa trình phân chia của tế bào sinh dưỡng).



Hình 4: **Hệ thống 19 giới của Gordon - 1975**

- Kiểu đa bào dạng ống chỉ gặp ở ngành Tảo lục và Tảo vàng. Dạng rễ hoặc dạng amíp chỉ thấy có ở hai lớp của ngành Tảo vàng ánh và Tảo vàng.

- Kiểu cây có ở lớp Tảo vòng của Tảo lục, Tảo nâu và Tảo đỏ. Về hình thái đã có các bộ phận giống thân, rễ, lá. Các bộ phận này có các chức năng cơ học khác nhau như rễ để bám, thân để nâng cơ thể lên, nhưng chưa có sự phân biệt về chức năng sinh lý do cấu tạo chưa có mạch dẫn để gắn kết các chức năng sinh lý với nhau. Do vậy mỗi bộ phận có thể phải làm tất cả các chức năng, như lấy chất dinh dưỡng, nước, quang hợp, tổng hợp các chất và sinh trưởng.



Hình 5: **Các kiểu cơ thể ở tảo**

(a) đơn bào chuyển động, (b) đơn bào không chuyển động, (c) tập đoàn không có liên hệ các cá thể, (d) tập đoàn có liên hệ các cá thể, (e) dạng sợi, (f) dạng màng, (g) dạng ống, hợp bào, (h) dạng bản, tảo bẹ, (i) dạng cây, (theo Bold -1976)

1.5. Sinh sản ở tảo

Cả hai hình thức sinh sản hữu tính và sinh sản vô tính đều phổ biến ở tảo. Tuy nhiên, ở một số tảo vì một lý do nào đó mà sinh sản hữu tính không xảy ra hoặc không rõ ràng như ở Euglenophycophyta và ở một số ít thành viên của tất cả các ngành khác.

1.5.1. Sinh sản vô tính

Một số tảo sinh sản vô tính nhờ phân chia tế bào, sự phân chia này có thể lặp lại một cách mau lẹ bằng cách ổn định là phân đôi (H.6 (a)-(c)), hình thành các cơ thể mới giống tế bào cha mẹ, quá trình này cũng có người gọi là sự phân cắt bậc hai. Trong các cơ thể tập đoàn và các kiểu đa bào khác, sự phân chia tế bào là kết quả mở rộng về sau trong sinh trưởng. Sự phân chia của một số tảo đơn bào sản xuất ra bào tử bất động và bào tử sinh trưởng diễn ra bên trong vách tế bào bố mẹ mở rộng, hiện tượng này có thể giải thích giống như sự hình thành tập đoàn phôi thai (H.6(d)-(f)).

Kiểu tập đoàn có liên hệ giữa các tế bào, kiểu sợi và các kiểu khác của tảo đa bào sinh sản bằng các cách khác nhau, như kiểu phân mảnh, các mảnh có khả năng sinh trưởng phát triển thành cơ thể mới. Thậm chí một số mảnh của một số tảo ở vị trí phát triển cao như *Enteromorpha* và *Polysiphonia* khi tách khỏi cơ thể bố mẹ cũng có thể phát triển thành cơ thể mới. Một số tảo có các chồi đặc biệt hoặc các mảnh giống mầm được tách ra khỏi bố mẹ như các tác nhân của sự truyền giống, trường hợp này có thể thấy ở *Sphacelaria*. Cần chú ý rằng, sự phân mảnh không phải là một phương thức sinh sản ở những kiểu cộng đơn bào, thay vào đó là sự hình thành tập đoàn sinh trưởng, tập đoàn sinh trưởng là một tập đoàn thu nhỏ, sản xuất bởi tập đoàn mẹ. Trong quá trình này, một số hay tất cả các tế bào thành viên của tập đoàn hình thành tập đoàn con bởi sự phân chia tế bào được lặp lại (H.149d). Trong một số tảo tập đoàn có thể được tổ chức từ những động bào tử như ở *Hydrodictyon* và *Pediastrum*.

Trong mục đích phân mảnh, tảo sản xuất các đơn bào cho sinh sản vô tính gọi là các bào tử, trong số này thì bào tử màng dày (akinetes) là phổ biến. Một bào tử màng dày chính là một tế bào dinh dưỡng có vách dày, có thể chống lại sự làm khô và các điều kiện ức chế sự phát triển dinh dưỡng.

Nhiều Tảo lục, Tảo vàng và Tảo nâu sinh sản vô tính đã sản sinh các dạng có roi là các động bào tử (H.6(d)-(e)). Một số trường hợp cá biệt trạng thái động bào tử có thể bỏ qua giai đoạn chuyển động và bắt đầu sự phát triển của chúng bên trong vách tế bào mẹ, những động bào tử này có khả năng vận động tiềm tàng, chúng được gọi là bào tử bất động (aplanospore). Các động bào tử bất động có màng dày như là bào tử nghỉ (hypnospore).

Ngoài ra còn một kiểu khác của bào tử không chuyển động được sản sinh bởi các tảo khác nhau như ở một số Tảo lục và Tảo vàng. Kiểu bào tử này giống như bất động bào tử nhưng thiếu khả năng chuyển động tiềm tàng, hơn nữa chúng tương tự các tế bào mẹ đã sản sinh ra chúng. Các kiểu đơn bào tử, tứ phân bào tử, bào tử vỏ (paraspore), bào tử quả của Tảo đỏ (carpospore), bào tử nghỉ (statospore) và bào tử sinh trưởng (auxospore) của Tảo silic sẽ được thảo luận ở phần sau.

Các bào tử có thể được sản sinh bên trong các tế bào dinh dưỡng thông thường hoặc bên trong các tế bào thuộc nhóm tế bào đặc biệt. Cấu trúc của bộ phận sản sinh bào tử (bào tử nang) là khác nhau ở tảo khác nhau, chúng được phân làm hai loại chính là động bào tử nang và bất động bào tử nang.

1.5.2. Sinh sản hữu tính và chu trình sống

Như đã nói ở trên, sinh sản hữu tính là phổ biến ở tảo. Các tế bào sinh sản có roi làm chức phận động bào tử vô tính hoặc như các giao tử dường như phụ thuộc vào vùng, vào điều kiện môi trường. Về môi trường, nồng độ nitơ được xem là yếu tố quan trọng đầu tiên. Một số thiếu sự phân biệt giữa các tế bào vô tính và giao tử, như ở *Chlamydomonas* và ở những loài *Chlorococcum* nhất định. Các tảo khác thì ngược lại, việc sản sinh các động bào tử khác về hình thái với các giao tử, mặc dù một số như *Ulva* có khác biệt là giao tử có khả năng sinh trưởng thành các cá thể mới mà không có kết hợp hữu tính, gọi là sinh sản đơn tính (parthenogenetically). Như đã nói ở trang một, liên quan tới định nghĩa về tảo, một số tảo đơn bào như *Chlamydomonas*, các cơ thể tự chúng có thể làm chức phận như giao tử. Giao tử có thể không phân biệt hình thái gọi là đẳng giao (isogamous, H.6(l)), hoặc một thành viên của cặp có thể nhỏ hơn thì gọi là dị giao tử (heterogamous, H.6(m)), hoặc các giao tử có thể lưỡng hình, thể lớn hơn không chuyển động gọi là trứng, thể nhỏ hơn chuyển động bằng roi gọi là tinh trùng (H.6(n)), trường hợp này gọi là noãn giao (oogamy). Trong noãn giao ở Tảo đỏ, giao tử đực không có roi, nhưng ở một số trường hợp có vận động kiểu amip. Ở bộ *Zygnematales* của Tảo lục và một số Tảo silic các giao tử cũng không có roi mà là amip. Các hình thức sinh sản đẳng giao, dị giao và noãn giao đôi khi được giải thích như là một chuỗi của quá trình tiến hóa đi lên. Giải thích cho diễn giải này thì một đôi giao tử không phân biệt về kích thước ở trường hợp đẳng giao được coi là kém tiến hóa nhất, trung gian là dị giao có các giao tử không bằng nhau nhưng đều có roi và noãn giao là tiến bộ hơn (*Sphaeroplea*) với giao tử cái có thể có hoặc có thể không có roi. Parker (1971c) đã có thảo luận về sự liên quan giữa điều kiện sống với ba kiểu sinh sản hữu tính này. Điều thú vị là sinh sản hữu tính ở chi tảo đơn bào *Chlamydomonas* có thể là đẳng giao, dị giao và noãn giao tùy thuộc vào loài.

Các giao tử có thể giống các tế bào dinh dưỡng (*Chlamydomonas*) hoặc trong nhiều trường hợp tảo đơn bào có giao tử khác biệt rõ với các tế bào dinh dưỡng. Chúng có thể nảy sinh từ các tế bào dinh dưỡng không biến đổi nhưng giữ chức năng như giao tử nang (*Sphaeroplea*), hoặc giao tử nang có thể thay đổi hình thái (*Oedogonium*, H.1(b); *Fucus*; *Nemalion*, H.40).

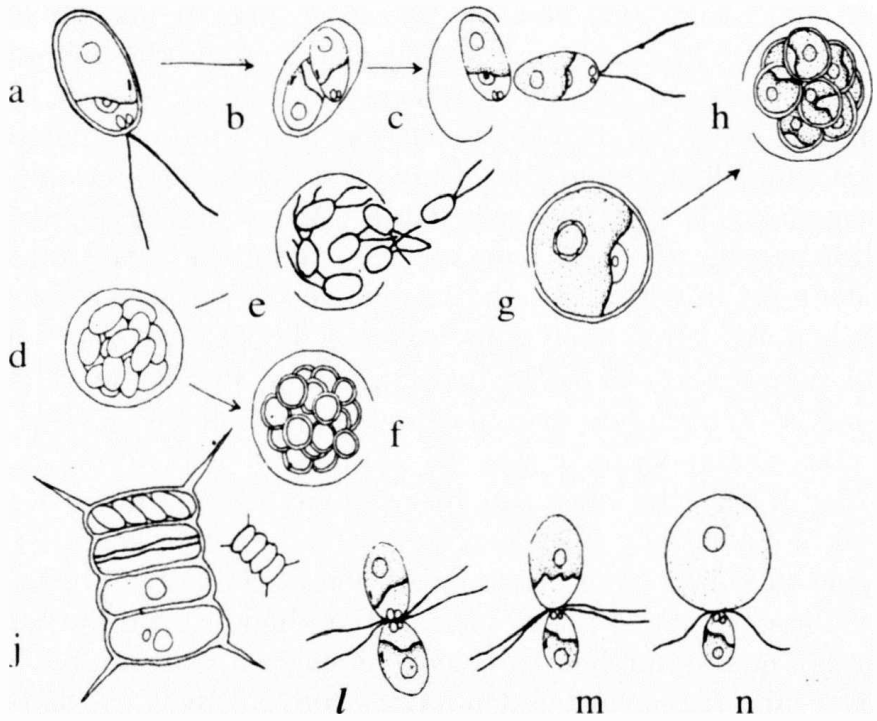
Giao tử nang cái ở noãn giao là túi noãn đơn bào (H.1(b)) ở Tảo đỏ và vài loài Tảo lục *Coleochaete*, túi noãn mang một mấu hoặc ống noãn bào (trichogyne) là nơi tiếp nhận các giao tử đực. Túi noãn ở Tảo đỏ gọi là quả bào (carpogonia).

Giao tử đực chuyển động được sinh ra trong giao tử nang đặc biệt gọi là hùng khí (túi đực). Các giao tử đực không có roi ở Tảo đỏ gọi là tinh tử (spermatia) và sinh ra trong giao tử nang rất nhỏ gọi là tinh tử nang (spermatangia, H.40d).

Giao tử cái và đực có thể được hình thành trên cùng một cá thể, trường hợp này gọi là lưỡng tính (bisexual), cùng gốc (monoecious) hoặc hai tính (hermaphroditic). Các tảo có giao tử đực và cái luôn ở trên các cá thể khác nhau gọi là đơn tính (unisexual), khác gốc (biệt chu) hay gọi là phân tính (dioecious). Các đặc điểm này là đặc trưng cho loài.

Cuối cùng chúng ta phải xem xét đến bản chất, sự biến đổi trong chu trình sống và vị trí của giảm phân ở tảo (Heywood và Magee, 1976). Trong chu trình sống của tảo, sinh sản hữu tính xảy ra có thể thuộc một trong ba giai đoạn chức phận khác nhau của ba kiểu chu trình sống (H.7), kiểu 1 (H.7(a)) được thiết lập năm 1921 và đã được nghĩ đây là đặc điểm chung của toàn Tảo lục với cơ quan sinh sản khi chín sản sinh giao tử, chúng có thể kết hợp để hình thành hợp tử và trải qua giai đoạn ngủ. Tùy vào sự nảy

mầm của hợp tử, nhân phân chia giảm phân, do vậy các sản phẩm của sự nảy mầm (động bào tử, bất động bào tử hoặc các thực vật non) giống cơ thể trưởng thành là đơn bội, hợp tử đơn độc trong kiểu này của chu trình sống là lưỡng bội và cơ thể sinh dưỡng là đã trải qua giảm nhiễm của hợp tử (H.7(a)) và tự nó có thể sinh sản vô tính. Kiểu chu trình sống này là rất cổ xưa (Svedelius, 1931), chúng là của cơ thể đơn bội (haplobiontic), có nghĩa là chỉ có một kiểu cơ thể đơn bội trong chu trình sống.

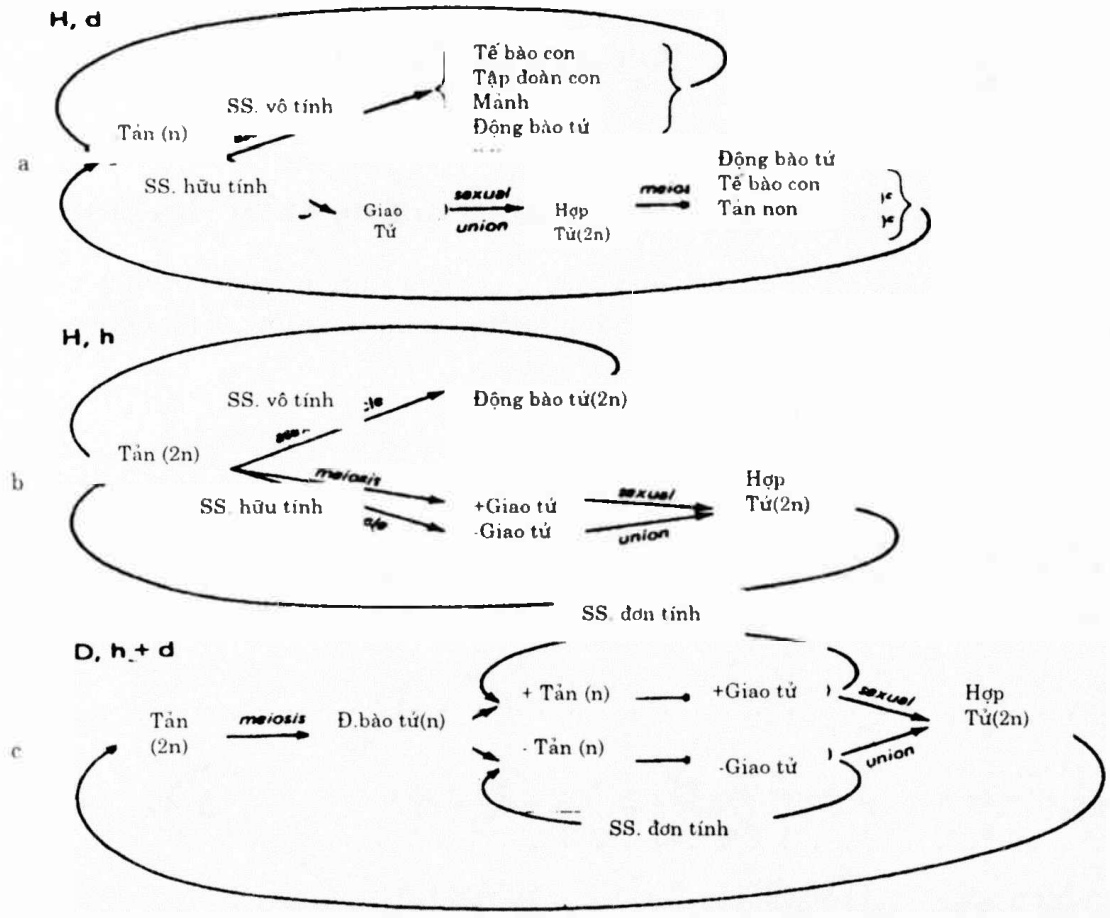


Hình 6: **Các phương thức sinh sản ở tảo**

(a) - (c) sự chia đôi; (d), (e) sự hình thành động bào tử; (f) sự hình thành bất động bào tử; (g), (h) sự hình thành tự bào tử; (j) sự hình thành tập đoàn con trong tế bào mẹ; (l) đẳng giao; (m) dị giao; (n) noãn giao (theo Bold - 1978)

Kiểu chu trình sống thứ hai ở tảo được trình bày trong H.7b, ở đây cơ thể dinh dưỡng là lưỡng bội, giảm phân xảy ra (như ở tất cả các động vật) trong suốt quá trình hình thành giao tử, gọi là giảm phân giao tử. Trong chu trình sống kiểu này chỉ có giao tử là đơn bội. Cũng trên cơ thể dinh dưỡng lưỡng bội có thể tự chúng nhân giống nhờ sinh sản vô tính, kiểu này là của tảo ống (*Siphonophyceae*) thuộc Tảo lục, các loài ở lớp không có giao thế thế hệ (*Cyclosporophyceae*) của Tảo nâu và Tảo silic (*Bacillariophycophyta*). Hình 7c trình bày chu trình sống kiểu thứ ba, kiểu này phổ biến trong Tảo lục, Tảo nâu và Tảo đỏ, gọi là kiểu giao thế thế hệ (hai tính). Trong chu trình sống kiểu này có hai loại cơ thể dinh dưỡng đơn bội và lưỡng bội. Cơ thể đơn bội sản sinh giao tử gọi là giao tử thể (gametophyt), cơ thể lưỡng bội sản sinh bào tử gọi là bào tử thể (sporophyt). Các giao tử sản sinh từ cá thể đơn tính hay lưỡng tính, kết hợp với nhau và không trải qua giai đoạn nghỉ rồi sinh trưởng thành bào tử thể, trên đó hình thành bào tử (sinh sản vô tính), giảm phân xảy ra trong suốt quá trình phát sinh bào tử, bởi vậy gọi là giảm phân bào tử. Thường thì bào tử thể đảm nhận việc sinh sản vô tính, nhưng cũng có trường hợp cả bào tử thể và giao tử thể có thể sinh sản vô tính (*Pseudogloiophloea* của Tảo đỏ). Nếu giao tử thể và bào tử thể giống nhau về hình thái gọi là giao thế thế hệ đồng hình, còn nếu khác nhau gọi là giao thế thế hệ dị hình. Các trình bày trên có thể tuyệt đối chắc chắn, nhưng cũng có khi không hoàn toàn đúng ở cả

trong tự nhiên cũng như trong phòng thí nghiệm. Cũng có trường hợp bào tử thể là đơn bội (*Ulva, Cladophora)* (FΦyu, 1934, 1958) và cả bào tử thể đơn bội và giao tử thể lưỡng bội ở dương xỉ và ở *Ectocarpus* (Tảo nâu - Muller, 1972). Một điều nữa là trong sinh sản đơn tính (parthenogenesis) thể trở thành giao tử nhưng không liên kết hữu tính như ở *Scenedesmus* (Trainor và Burg, 1965A) thì sẽ tan rã. Trong số khác như ở *Ulva lactuca* (H.C.B) cả giao tử đực và giao tử cái phát triển thành giao tử thể đơn bội mới không có sự kết hợp.



Hình 7: **Các kiểu chu trình sống của tảo (theo Bold - 1978)**

(a) chỉ có tản 1n, đảm nhận cả sinh sản vô tính và hữu tính, cả pha đơn bội và lưỡng bội đều có thể tự nhân lên bằng phân mảnh hay bằng các kiểu khác nhau của bào tử;

(b) chỉ có tản 2n, đảm nhận cả sinh sản vô tính và hữu tính;

(c) có cả tản 1n và 2n.

Chương 2

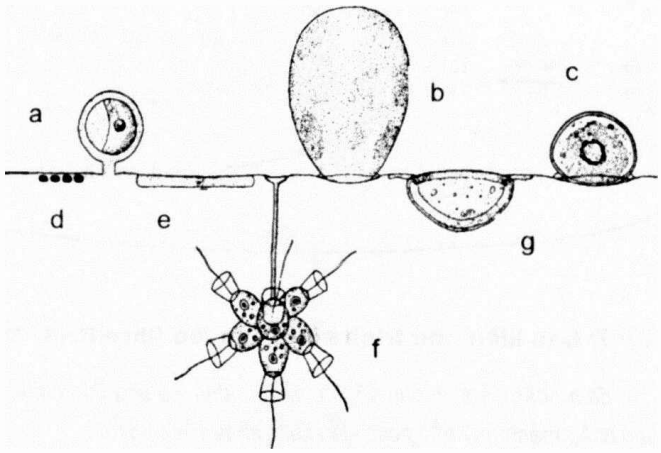
VAI TRÒ CỦA TẢO TRONG TỰ NHIÊN VÀ TRONG KINH TẾ - XÃ HỘI

2.1. Phân bố và vai trò của tảo trong hệ sinh thái nước

Trong thủy vực, tùy thuộc vào vị trí tảo chiếm lĩnh mà xếp chúng vào một trong ba nhóm sinh thái sau: nhóm màng nước, nhóm phù du và nhóm sống bám.

2.1.1. Nhóm màng nước (neuston)

Nhóm này không có ở thủy vực nước chảy, nhiều tác giả xếp chúng vào nhóm phù du, gồm các loài sống trên màng nước (epineuston) như *Chromatophyton* (Tảo vàng ánh), *Botrydiopsis* (Tảo vàng), *Nautococcus* (Tảo lục) và các loài sống dưới màng nước (hyponeuston) như *Lampropedia, Navicula* (Tảo silic), *Codonosiga* (Tảo vàng ánh) (H.8).



Hình 8: **Các chi của nhóm màng nước (Epineustonic)**

a. *Chromatophyton* (Chrysophcophyta), b. *Botrydiopsis* (Xanthophycophyta), c. *Nautococus* (Chrococcaceae); Hyponeustonic: d. *Lampropedia* (Coccaceae), e. *Navicula* (Bacillariophycophyta), f. *Codonosiga* (Craspedomonadaceae), g. *Arcella* (Rhizopoda) (theo Ruttner trong *Fundamentals of Limnology)*

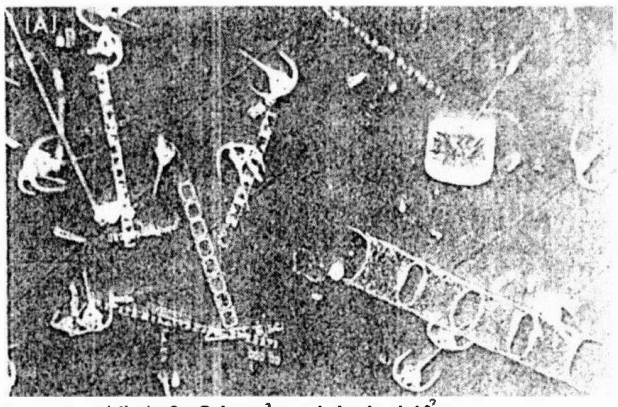
2.1.2. Nhóm phù du (phytoplankton)

Nhóm này gồm phần lớn các loài của tất cả các ngành tảo, trừ một số loài sống bám của Tảo lục, Tảo đỏ, Tảo nâu, Tảo silic và Tảo vàng. Chúng phân bố trong lớp nước ánh sáng còn tới được và gọi là vùng Euphotic. Vùng này trong các thủy vực nuôi trồng

thủy sản nước ngọt có khi chỉ có độ sâu 0,1m, các hồ nông và trong thì cả hồ là euphotic. Trong các đại dương vùng euphotic dày hàng 100m, thậm chí theo nghiên cứu của Kozlova trên biển Nam cực ở độ sâu 2.000m vẫn có Tảo silic sống. Cũng theo kết qủa điều tra của Kozlova thì độ sâu phân bố của các loài khác nhau có sự khác nhau rõ rệt, nhưng phần lớn số loài có khu phân bố nằm trong lớp nước mặt 0-50m (H.9).

2.1.2.1. Quần xã tảo

Trong quần xã phù du có nhiều loài cùng xuất hiện trong một thời gian và không gian nhất định là do các yếu tố lý hóa của nước ở mỗi một thủy vực biến động trong phạm vi giới hạn sống của nhiều loài. Bởi vì, chúng có những đòi hỏi sinh lý sinh hóa trên cùng một yếu tố (như ánh sáng mặt trời có nhiều tia đơn sắc có bước sóng không giống nhau), đáp ứng cho khả năng hấp thụ ánh sáng của các loài có thành phần sắc tố khác nhau.



Hình 9: **Các tảo phù du biển**

Đồng thời, chúng cùng đòi hỏi có dòng chảy và một số loại muối khoáng nhất định. Tuy nhiên những đòi hỏi tuy giống nhau nhưng không phải là hoàn toàn trùng khớp về chất lượng cũng như số lượng và sự đáp ứng của môi trường cũng không phải là luôn luôn thỏa mãn cho tất cả các loài. Do vậy trong một môi trường nhất định, độ lớn không gian và thời gian mà mỗi loài chiếm cứ được là tùy thuộc vào loài đó. Không gian và thời gian chiếm cứ của các loài là chồng chéo lên nhau, hình thành nên quần xã phù du đa dạng và phong phú (H.9). Dù trong một môi trường ổn định thì các yếu tố lý hóa của chúng cũng luôn ở trạng thái cân bằng động theo cả không gian và thời gian, ví dụ như mùa mưa cũng có năm mưa nhiều năm mưa ít, hay trong một hồ thì nơi nhận nước sẽ có nồng độ các muối khác với vùng không nhận nước hoặc ở các phần đầu gió cũng sẽ khác phần cuối gió v.v. Do vậy theo không gian và thời gian, các loài của quần xã có thể thay thế nhau giữ vị trí ưu thế. Theo nghiên cứu về Tảo silic của chúng tôi ở vùng biển Thái Bình năm 1983 cho thấy: vào tháng V - VI, chi ưu thế nhất là *Rhizosolenia*, sau đến *Biddulphia* và *Ditylum*, nhưng sang tháng VII - VIII thì *Ditylum* chiếm ưu thế chính, sau đến *Coscinodiscus*. Trong khi đó cũng vào thời gian này ở biển Ninh Thuận - Bình Thuận chi *Rhizosolenia* chiếm ưu thế tuyệt đối. Trong một không gian và thời gian nhất định có thể có một hay vài loài nhận được ở mức tối ưu của phần lớn các yếu tố môi trường, nên chúng phát triển và trở thành ưu thế hơn các loài khác. Khi bị thay thế vị trí ưu thế còn do chính sự phát triển ưu thế của loài đó đã phá vỡ đi các mức tối ưu của các yếu tố đang giành cho chúng và chuyển sang tối ưu cho các loài khác. Do vậy trong mỗi quần xã phù du theo không gian và thời gian có một số loài nhất định thay thế nhau chiếm ưu thế. Nghiên cứu của chúng tôi về Tảo silic ở vùng biển Việt Nam cho thấy trong số 65 chi đã phát hiện được chỉ có khoảng 10 chi thay thế nhau chiếm ưu thế là *Ditylum, Chaetoceros, Coscinodiscus, Skeletonema, Rhizosolenia, Biddulphia, Bacteriastrum, Campilodiscus, Thalassiothrix và Nitzschia*. Sau giai đoạn ưu thế tới mức gây hiện tượng "nước nở hoa" chúng chỉ còn tồn tại ở dạng sống tiềm tàng như bào tử hay hợp tử. Nguyên nhân là do khi hàm lượng muối nitơ và phốt pho cũng như phần lớn các yếu tố cần thiết khác đạt mức tối ưu cho sinh trưởng phát triển của một hay vài

loài nào đó, chúng bắt đầu sinh trưởng phát triển mạnh và gây nên "nước nở hoa". Khi đó các muối cần thiết cho chúng trong môi trường cũng bị giảm nhanh, tiến tới không đáp ứng được cho một số lượng lớn cá thể có cùng một đòi hỏi và dẫn tới quá trình chết đồng loạt của chúng. Sau sự chết hàng loạt, còn rất ít cá thể sống sót hoặc chỉ tồn tại ở dạng hợp tử hay bào tử nghỉ, chúng phải chờ cho quá trình khoáng hóa các cơ thể chết giải phóng lại các muối khoáng hay nhờ vào chu kỳ vật chất mang tính chất mùa vụ thì chúng mới phát triển ưu thế trở lại. Trong thời gian chúng sống tiềm tàng có thể có các loài khác phát triển thành ưu thế do các điều kiện của môi trường đã thay đổi và đạt tối ưu cho chúng. Cứ như thế một số loài của quần xã thay thế nhau chiếm vị trí ưu thế theo quy luật luân phiên hay mùa vụ. Những loài thường có trong quần xã nhưng ít khi hoặc không bao giờ chiếm ưu thế là những loài mà môi trường chúng đang sống ít khi cùng một lúc có được các yếu tố môi trường cần thiết đạt mức tối ưu. Những loài sinh trưởng phát triển kém hay chỉ xuất hiện theo mùa là các loài mà hầu hết các yếu tố môi trường cần thiết chỉ đạt tới mức giới hạn sinh trưởng phát triển của chúng. Chỉ cần một tác động nhỏ của tự nhiên (mưa hay nắng) hoặc tỷ lệ cá thể các loài trong quần xã thay đổi cũng có thể làm cho các yếu tố đó có thể vượt quá giới hạn và trở nên kìm hãm sinh trưởng phát triển loài đó. Khi đó chúng chỉ phát triển yếu ớt tới mức khó gặp hoặc chỉ tồn tại ở dạng bào tử hay hợp tử để chờ thời cơ các yếu tố môi trường cho phép phát triển trở lại. Trong các thủy vực tự nhiên không bị tác động bởi con người, mọi yếu tố môi trường trong đó được ổn định tương đối theo quy luật không gian, thời gian và sự tương tác giữa các yếu tố của hệ thì quần xã tảo cũng ổn định tương đối theo không gian và thời gian. Sự thay đổi về thành phần loài thường chỉ phụ thuộc vào mùa và lặp lại theo chu kỳ năm. Mỗi kiểu môi trường được đặc trưng bởi một loạt các yếu tố, chúng cho phép các thành phần của quần xã sinh vật đặc trưng cùng tồn tại, tương đối ổn định và các biến đổi được lặp lại là có tính chu kỳ, nếu môi trường đó chỉ bị chi phối bởi các quy luật tự nhiên. Trong tự nhiên môi trường nước là rất đa dạng, do vậy kiểu quần xã tảo trong tự nhiên cũng rất đa dạng (B.1). Ở biển, theo các gradien độ muối, thành phần loài của tảo biến động rõ rệt. Vùng biển Thái Bình của Việt Nam ở độ muối dưới 5‰ lớp Tảo silic lông chim vẫn chiếm ưu thế về thành phần loài, ở độ muối 5-15‰ tỷ lệ giữa hai lớp Tảo silic lông chim và lớp Tảo silic trung tâm là gần tương đương, ở độ muối 15-30‰ lớp Tảo silic lông chim chỉ còn chiếm khoảng 30%, còn vùng khơi có độ muối 33‰ trở lên Tảo silic lông chim chỉ còn khoảng 1-5%. Trong năm số lượng loài cũng như mật độ cá thể giảm vào mùa mưa và tăng vào mùa khô. Những chi ưa nồng độ muối cao thì thường chỉ chiếm ưu thế về mật độ ở vùng khơi có độ muối trên 32‰, như *Rhizosolenia* và *Bacteriastrum*, mặc dù chúng có mặt ở độ muối 5‰. Những chi ưa nồng độ muối thấp như *Ditylum* và *Skeletonema* thường chỉ chiếm ưu thế về mật độ ở vùng có độ muối dưới 30‰, mặc dù vẫn gặp ở độ muối trên 32‰.

2.1.2.2. Sinh khối và năng suất tảo phù du

Sinh khối của tảo phù du trong mỗi thủy vực là tổng lượng tảo phù du tươi hay khô có trong một đơn vị thể tích nước thủy vực đó. *Năng suất* của tảo phù du trong mỗi thủy vực là lượng vật chất hữu cơ mà tảo tổng hợp được trong một đơn vị thời gian trên một đơn vị thể tích nước của thủy vực đó.

Để đo sinh khối và năng suất tảo phù du có rất nhiều cách như:

(1) tính mật độ cá thể kết hợp với đo thể tích cá thể trung bình của tất cả các loài;

(2) tính trọng lượng toàn bộ cá thể có trong một đơn vị thể tích bằng ly tâm hay để lắng;

(3) tính hàm lượng các bon suy ra lượng chất hữu cơ;

(4) tính hàm lượng sắc tố;

(5) tính nhiệt lượng tỏa ra khi đốt cháy chúng;

(6) tính ATP;

(7) tính tốc độ trao đổi ôxy và các bô níc.

Bảng 1: **Thành phần quần xã phù du ở một số loại hồ (theo Wetzel)**

Loại hồ	Đặc tính nước	Tảo ưu thế	Các tảo khác
Hồ nghèo dinh dưỡng	Hơi axít, muối dinh dưỡng rất thấp	Giàu loài thuộc *Desmidiales* của Tảo lục	Tảo silic - *Nitzschia, Tabellaria*; Vi khuẩn lam - *Gloeocystis*
Hồ nghèo dinh dưỡng	Trung tính tới hơi kiềm, nghèo dinh dưỡng	Nhiều Tảo silic, đặc biệt là *Cyclotella, Tabellaria*	Tảo silic - *Nitzschia, Melosira*; Tảo lục - Protococcales
Hồ nghèo dinh dưỡng	Trung tính tới hơi kiềm, nghèo dinh dưỡng hoặc giảm dinh dưỡng ở các mùa nhất định	Tảo vàng ánh, đặc biệt là *Dinobryon, Mallomonas*	Tảo silic - *Diatom, Tabellaria*; Tảo vàng và Tảo vàng ánh- *Synura*
Hồ nghèo dinh dưỡng	Trung tính tới hơi kiềm, nghèo dinh dưỡng hoặc có giàu lên chút ít theo mùa	Tảo lục - *Oocystis* hoặc Tảo vàng - *Botryococcus*	Tảo silic - *Tabellaria, Achnanthes*, vài *Nitzschia*
Hồ nghèo dinh dưỡng	Trung tính tới hơi kiềm, nhìn chung nghèo dinh dưỡng, phổ biến là các hồ nông vùng cực	Tảo hai rãnh, đặc biệt là *Peridinium* và *Ceratium*	Một số Tảo lục - Protococcales; Tảo silic- *Navicula, Nitzschia*
Hồ trung bình hay giàu dinh dưỡng	Trung tính tới hơi kiềm, giàu dinh dưỡng cả năm hay vào những mùa nhất định	Vi khuẩn lam - *Oscillatoria*, vài *Peridinium* và *Ceratium*	Nhiều Tảo lục - Protococcales; Tảo silic - *Melosira, Nitzschia, Navicula* v.v.
Hồ giàu dinh dưỡng	Luôn luôn kiềm tính và giàu dinh dưỡng	Tảo lục - Protococcales hoặc Vi khuẩn lam - *Oscillatoria, Merismopedia*; Tảo mắt; Tảo silic - *Melosira, Nitzschia, Synedra*	Nhiều Tảo lục và Vi khuẩn lam khác. Có thể gặp nhiều *Closterium, Cosmarium* thuộc Tảo lục
Hồ giàu dinh dưỡng	Luôn luôn kiềm tính, phổ biến là giai đoạn ấm của hồ ôn đới và hồ giàu dinh dưỡng của nhiệt đới	Vi khuẩn lam - *Oscillatoria, Merismopedia, Microcystis, Spirulina*; Tảo lục - Volvocales; Tảo mắt - *Euglena*	Nhiều Vi khuẩn lam khác; Tảo lục - Protococcales; Tảo mắt; Tảo silic

Để tính sinh khối thì phương pháp tính mật độ tế bào kết hợp đo thể tích trung bình của tất cả các loài có mặt là thích hợp, tuy mất nhiều thời gian nhưng cho ta biết vai trò của mỗi loài trong tổng sinh khối một cách khá chính xác. Khi tính mật độ tế bào, đối với các thủy vực nước ngọt, các tảo sống trong chúng thường có kích thước nhỏ nên có thể dùng phòng đếm hồng cầu để đếm, còn tảo phù du biển hay các thủy vực có tảo kích thước lớn thì dùng cách đếm giọt hoặc có các dụng cụ đếm đặc dụng. Thể tích trung bình của mỗi loài được tính trên số trung bình của ít nhất 20 cá thể, số đo này chỉ

dùng cho chính vùng lấy mẫu đo hay các vùng nghiên cứu lân cận và có điều kiện môi trường tương tự vùng lấy mẫu đo.

Để tính năng suất, phương pháp dùng các bon đánh dấu để tính lượng các bon được đồng hóa trong quá trình quang hợp là phương pháp có độ chính xác cao.

Trong các thủy vực lớn, đặc biệt là trong các đại dương, năng suất sơ cấp là nguồn vật chất hữu cơ duy nhất cho mắt xích đầu tiên của mọi chuỗi thức ăn. Chúng được tạo ra hầu như chỉ do tảo phù du. Ngoài đại dương, năng suất của thực vật phù du đạt được trong khoảng 2 - 400g khô/m^2/năm. Trong khi các thảm thực vật có năng suất cao nhất cũng chỉ đạt 1.000 - 3.500g khô/m^2/năm ở các thảm rừng nhiệt đới, 100 - 3.500g khô/m^2/năm trên đất canh tác và 800 - 3.500g khô/m^2/năm trên đầm và đầm lầy. Với năng suất trên hàng năm tảo phù du vùng biển khơi sản xuất ra được 41,5 tỷ tấn khô vật chất hữu cơ, còn vùng thềm lục địa và vùng có hoạt động nước trồi là 9,8 tỷ tấn khô. Chúng chiếm một phần khá lớn trong tổng số vật chất được tạo ra trên toàn Trái Đất là 170 tỷ tấn (Robert H. Whittaker).

Trong hầu hết phần nước mở của đại dương, lớp sản xuất chủ yếu nằm ở độ sâu giữa 30 - 120m. Trong vùng đó, nguồn các chất dinh dưỡng của các dòng lục địa hầu như không còn ảnh hưởng tới, nguồn ánh sáng mặt trời gần như ổn định. Do vậy, năng suất của tảo phù du được quyết định chủ yếu bởi nguồn dinh dưỡng tự có của chúng với bổ sung rất ít từ khí quyển và từ các quá trình biển đưa các chất dinh dưỡng từ lớp trầm tích lên. Khi các tế bào tảo chết, chúng chìm xuống và nếu không được vô cơ hết trong vùng có ánh sáng (euphotic) thì có nghĩa là chúng đã làm mất chất dinh dưỡng (nằm trong tế bào chất và vách của chúng) của vùng này vào vùng không có ánh sáng (aphotic) (Tốc độ chìm V dao động từ 3m/ngày trong nước mát, tới 6m/ngày trong nước ấm). Tốc độ mất phù du (chất dinh dưỡng) do chìm là phân số thập phân V/L (L là độ sâu của nước mà ánh sáng còn tới được). Đại dương vùng nhiệt đới và ôn đới vào mùa hè có sự phân tầng của nước.

Lớp nước ấm có tỷ trọng nhỏ hơn chảy lên trên lớp nước lạnh, mặt khác chuyển động sóng cũng tạo nên vận tốc thẳng đứng chủ yếu trong lớp nước ấm bên trên lớp Metalimnion. Nhờ vậy, các chất dinh dưỡng phần nào được lưu lại trong vùng có chiếu sáng. Tuy nhiên, lớp Metalimnion cũng ngăn cản sự trở lại của các muối dinh dưỡng. Nhìn chung, sự chìm của thực vật phù du đã làm cạn kiệt các muối dinh dưỡng trong tầng euphotic, do đó năng suất của các vùng nước mở của các đại dương (vùng không còn ảnh hưởng của các dòng lục địa) thường là thấp. Tuy nhiên, năng suất của các lớp nước trong đại dương không suy thoái tiệm cận tới 0 do mất chất dinh dưỡng bởi sự chìm của thực vật phù du mà tới một mức ổn định vững chắc khi lượng mất bởi chìm và lượng quay lại của các chất dinh dưỡng bởi các vận động trình bày ở trên là cân bằng. Nếu tốc độ trộn của các lớp nước càng thấp thì trạng thái ổn định của năng suất càng thấp. Trong nước không có phân tầng nhiệt, năng suất của phù du cũng vẫn bị giới hạn mặc dù tốc độ trộn của nước đạt cao là do sự trộn của nước đã pha loãng mật độ phù du của lớp nước có ánh sáng vào lớp nước tối (tốc độ trộn **m** là phân số thập phân của phần nước trong vùng sản xuất được thay thế bằng nước ở phía dưới vùng có ánh sáng trên một đơn vị thời gian. Tốc độ trộn trong khoảng 0,02-0,05/ngày là thích hợp cho sự phát triển của phù du (Wetzel), tốc độ trộn 0,005-0,0005/ngày là bình thường trong các lớp nước của đại dương. Để tính hiệu quả sản lượng có thể theo: **m(po-p)**, tốc độ trộn điều chỉnh sự khác nhau giữa nồng độ dinh dưỡng của nước vùng tối **po** và của nước vùng sáng **p** (µg/lít). Ở trạng thái nhất định **pv=m(po-p)**, **v** là vận tốc chìm).

Bảng 2: **Thể tích của một số loài tảo phù du nước ngọt (μm^3) theo Wetzel và Allen**

Cyanobacteriophyta		**Chrysophycophyta**	
Anabana flos-aquae	80.000	*Chromulina pyriformis*	50
Aphanocapsa delicatissima	4	*Dinobryon borgei*	1.500
Aphanothece clathrata	10	*Dinobryon divergens*	800
Aphanothece nidulans	5	*Dinobryon sociale*	800
Chroococcus limneticus	400	*Mallomonas caudata*	12.000
Chroococcus turgidus	1.000	*Mallomonas umaformis*	1.200
Coelosphaerium naegelianum	15.000	*Rhizochrysis limnetica*	1.200
Dactylococcoopsis smithii	1.500	*Uroglena americana*	90.000
Gloeocapsa rupestris	18	**Bacillariophycophyta**	
Gomphosphaeria lacustris	2.000	*Amphiphora ornata*	17.650
Merismopedia tennissima	8	*Asterionalla formosa*	350
		(Michigan) (Europe)	700
Microcystis flos-aquae	50	*Cyclotella bodanica*	10.000
Microcystis aeruginosa	100.000	*Cyclotella comensis*	400
Oscillatoria limnetica	17.000	*Cymatopleura solea*	80.000
Oscillatoria rubescens	30.000	*Diatoma vulgare*	4.350
Synecococcus aeruginosus	350	*Fragilaria crotonensis*	200.000
Chlorophycophyta		*Nitzschia gracilis*	240
Ankistrodesmus falcatus	250	*Melosira granulata*	60.000
Chlamydomonas subcompleta	250	*Melosira islandica*	80.000
Botryococcus braunii	10.000	*Stephanodiscus astraea*	2.000
Chlorella vulgaris	200	*Stephanodiscus hantzschii var. pusillus*	200
Closterium aciculare	4.000	*Stephanodiscus niagarea*	5.000
Cosmarium phaseolus	3.000	*Synedra acus*	250
Cosmarium reniforme	30.000	*Synedra acus angustissima*	1.000
Gloeococcus shroeteri	5.000	*Synedra capitata*	950
Pandorina morum	4.000	*Synedra delicatissima*	300
Oocystis solitaria	400	*Synedra ulna*	50
Scenedesmus quadricauda	1.000	*Tabellaria fenestrata*	3.000
		(Michigan, Europe)	4.000
Staurastrum paradoxum	20.000	**Pyrrophycophyta**	
Tetraedron minimum	40	*Ceratium hirundinella*	10.000
Ulothrix zonata	6.000	*Gymnodinium fuscum*	20.000
Cryptophycophyta		*Gymnodinium helveticum*	400
Chroomonas nordstedtii	35	*Gymnodinium ordinatum*	40.000
Cryptomonas crosa	1.000	*Peridinium willei*	40.000
(Michigan) (Europe)	2.500		
Cryptomonas ovata	2.500	**Euglenophycophyta**	
Rhodomonas lacustris	200	*Trachelomonas hispida*	4.200
(Europe, Michigan)	175		
Rhodomonas minuta	200	*Trachelomonas volvocina*	1.800

Ket-noi.com chia se mien phi

Ở mỗi trạng thái nhất định mức dinh dưỡng đã xác định năng suất. Tuy nhiên mức dinh dưỡng trong thực tế còn phụ thuộc một phần lên tốc độ lưu thông của chất dinh dưỡng trong chính hệ sinh thái đó. Đó là tốc độ của các chất dinh dưỡng dời khỏi tế bào phù du vào nước, sẵn sàng cho các tế bào phù du mới lấy. Có nhiều tuyến đi của các chất dinh dưỡng sau khi đã đi vào tế bào phù du như thải vào nước trong quá trình hoạt động sống của tế bào, bị chết lắng xuống hoặc bị ăn bởi động vật phù du rồi thải qua phân hoặc động vật đó chết rồi lắng đọng. Việc ăn và bài tiết bởi động vật có thể có ý nghĩa hơn cả và vai trò của vi khuẩn và nấm trong việc phân hủy có lẽ yếu hơn trong các thủy vực trên đất liền.

(Gọi **c** là số chuyển đổi được của sinh khối thực vật phù du, tính bằng gram các bon đối với $1m^3$ nước và lượng dinh dưỡng cho bằng µg/lít nước, **e** là tốc độ bài tiết như một phân số thập phân của các chất dinh dưỡng được lấy bởi các động vật ăn thực vật, **g** là tốc độ ăn của động vật phù du tính bằng gram các bon đối với $1m^3$ nước, **h** là sinh khối của động vật ăn thực vật phù du (g/m^3) và **P** là sinh khối thực vật phù du (g/m^3), sự tái sinh dinh dưỡng trong vùng có ánh sáng bởi tuyến này là **r = cegh**P).

Ví dụ nếu Phốt pho ở nồng độ thấp, c = 0,774 và nếu e = 0,85 và g = 3,4 thì r = 2,2hP. Tốc độ thay đổi của h có thể tính bằng $\frac{dh}{dt}$ = **h(gP - rh** – **fC)** (**rh** là tốc độ hô hấp của động vật ăn thực vật phù du và **f** là hệ số ăn, là phân số của sinh khối động vật ăn thực vật phù du trên 1 đơn vị sinh khối động vật ăn thịt), **C** = $\frac{h}{P}$ (ước lượng tương quan động vật ăn thực vật phù du và sinh khối thực vật phù du). Trong điều kiện gần bằng của một số điều kiện và với tốc độ ăn thấp của động vật ăn thịt, f = 0,0025 tới 1/3 hoặc 1/2, với tốc độ ăn cao f = 0,01.

Có bằng chứng cho thấy phốt pho là thành phần dinh dưỡng giới hạn nhất trong một số vùng nước của đại dương, nitơ cũng có thể là thành phần giới hạn hơn phốt pho ở những nơi khác của đại dương hay trong vùng nước ven bờ và các thành phần khác có thể là giới hạn ở một số thời gian và địa điểm nhất định.

Pr là tốc độ sinh trưởng của thực vật phù du, là sinh khối thực vật phù du sản sinh ra trong một ngày và là năng suất sơ cấp thực. Đối với mức phốt pho giữa 0,05 và 0,04, Pr có thể ước tính là 0,66 lần giá trị của P (µg/lít).

Phương trình đơn giản mô tả năng suất thực vật phù du trong đại dương:

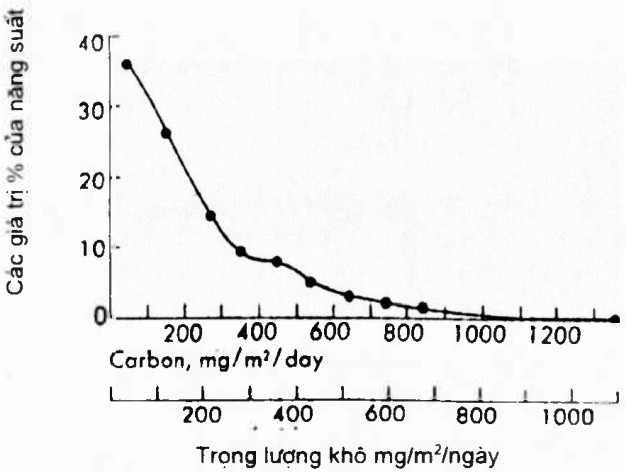
$$\frac{dP}{dt} = P(Pr - gh - \frac{V}{L} - m) \text{ hay } \frac{dP}{dt} = cP(egh - Pr) + m(po - p)$$

Tốc độ sát nhập của phốt pho vào sản phẩm thực vật phù du **cPPr** bằng tổng số của tốc độ tái sử dụng của phốt pho qua động vật ăn thực vật phù du **CeghP** và của phốt pho quay lại do trộn từ nước ở vùng tối lên **m(po – p)**, **cPPr = ceghP + m(po – p)**.

PPr là năng suất thực của thực vật phù du (gC/m^3/ngày). Theo nghiên cứu của Steele ở biển phương Bắc vào mùa hè với hiệu qủa trộn trung bình 0,0042, po=0,7 g/lít và ước tính hàm lượng chlorophyl 0,84 g (số liệu trung bình đã phát hiện là 0,77), nồng độ phốt pho trung bình trong vùng có ánh sáng p = 0,265, tương ứng với Pr = 0,175 và sinh khối thực vật phù du P = $0,030gC/m^3$ thì đánh giá năng suất thực vật phù du cho tổng cột nước sâu 37m của nước được chiếu sáng là 0,26 gram các bon trên $1m^2$ bề mặt

đại dương trong 1 ngày, tương ứng 0,64g vật chất khô/m^2/ngày. Đối với đại dương vùng nhiệt đới vào mùa hè thường thấp hơn, vào khoảng 0,05 – 0,20gC/m^2/ngày.

Chu trình năm của năng suất trong đại dương vùng ôn đới thường chia thành các giai đoạn: giai đoạn mùa đông do giảm ánh sáng nên năng suất cũng giảm mạnh, giai đoạn mùa xuân gió mạnh nên sự trộn của nước được tăng cường, ánh sáng và nhiệt độ cũng tốt hơn, do vậy năng suất phù du đạt cao hơn. Nhiều vùng đại dương nhiệt đới cũng được chia thành các giai đoạn bởi tốc độ trộn của nước có sự khác nhau ở các mùa. Năng suất thực của các vùng nước mở biển phương Bắc là 68gC/m^2/ngày, hay 150g khô/m^2/năm, còn vùng nước mở của đại dương ở nhiệt đới không có hoạt động nước trồi là khoảng 40 – 120g khô/m^2/năm.



Hình 10:
Năng suất và tỷ lệ trong tổng năng suất của đại dương
(theo Koblentz - Mishke và các cộng sự - 1970)

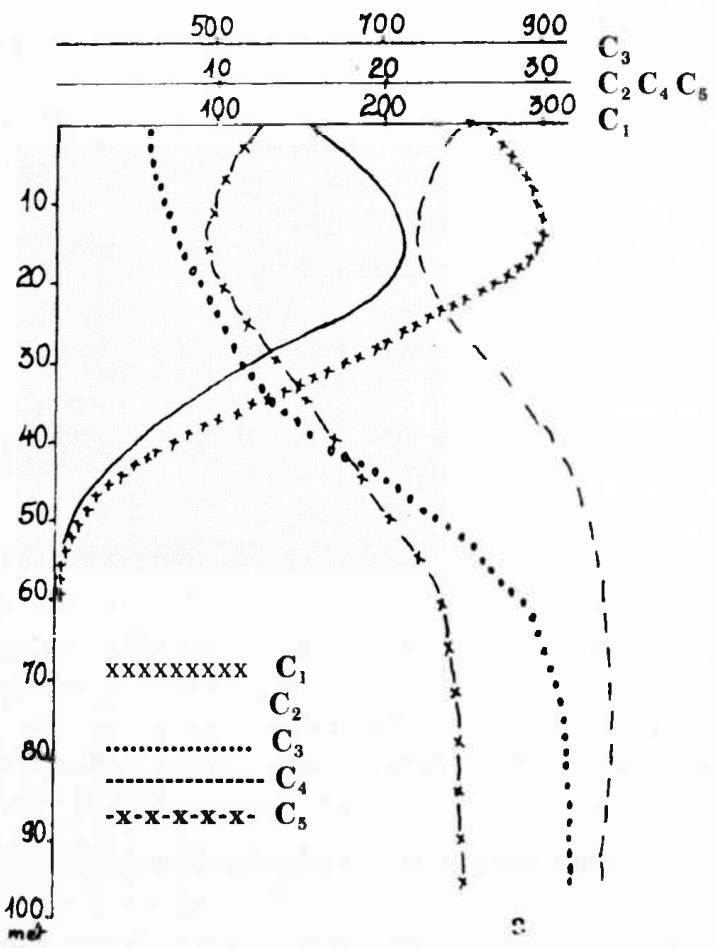
Trong vùng nhiệt đới, nhiệt độ có tác động phức tạp và đối nghịch lên năng suất của đại dương. Nhiệt độ cao làm tăng sự phân tầng và tăng tốc độ chìm của tế bào phù du, có tác động làm giảm năng suất phù du. Cường độ quang hợp trung bình và tốc độ ăn của động vật ăn thực vật phù du có thể cho thấy không có liên quan rõ rệt với vĩ độ, vì các cư dân của các giải khí hậu khác nhau và của các mùa đã có sự thích nghi của các chức phận của cơ thể với điều kiện môi trường. Nhìn chung năng suất của vùng đại dương mở trên toàn cầu là thấp, phần lớn chỉ có năng suất dưới 250g khô/m^2/năm (H.10).

Ở những vùng nước mở của đại dương có hoạt động của nước trồi, chúng đưa nước lạnh giàu dinh dưỡng từ lớp nước ở sâu lên lớp nước mặt nên thường có năng suất phù du cao hơn các vùng khác. Hoạt động nước trồi thường có ở vùng quanh Nam Cực, một số vùng nhất định của Bắc Cực, Bắc Atlantic, vùng Tây Bắc và vùng gần xích đạo của Thái Bình Dương và những vùng Ấn Độ Dương nơi có nước trồi liên quan tới gió mùa và dọc phía tây của các lục địa nơi dòng chảy hướng tới xích đạo (do lực Coriolis) uốn cong xa bờ đã kéo nước đi lên từ lớp sâu gần bờ. Vùng thềm lục địa có hoặc không có hoạt động nước trồi nhìn chung có năng suất cao hơn cả, là nhờ hiệu quả của quá trình luân chuyển chất dinh dưỡng từ các lớp nước sâu hơn hay từ nền đáy tới lớp được chiếu sáng cùng với một lượng không nhỏ từ các dòng chảy lục địa vào biển. Năng suất của thực vật phù du vùng nước trồi nằm ngoài thềm lục địa vào khoảng 400-600g khô/m^2/năm, vùng dọc theo bờ trên thềm lục địa có hoạt động nước trồi năng suất có thể lên tới 1.000g khô/m^2/năm hoặc cao hơn nữa, còn vùng cửa sông vào khoảng gần 1.000g khô/m^2/năm (Robert H. Whittaker).

Vùng nước trồi biển Ninh Thuận - Bình Thuận Việt Nam theo tính toán cấu trúc thẳng đứng của Đoàn Văn Bộ (1991) thì tại điểm 109° 20,E, 11° 20,N, độ sâu 100m với tốc độ dòng thẳng đứng biến đổi theo độ sâu với giá trị $-1,9.10^{-3}$cm/giây (–1,64m/ngày) ở

lớp nước mặt 10m, cực đại -10.10^{-3} cm/giây (–8,64m/ngày) ở lớp nước 30 – 50m và đạt giá trị 0 ở lớp nước 20m sát đáy. Tốc độ chìm của các hợp phần biến đổi theo độ sâu (phụ thuộc trọng lượng riêng của nước được tính theo công thức của Vinogradov có giá trị $W_1=W_3=4,5$; $W_2=10,4$ ở sát mặt, đến $W_1=W_3=1,2$; $W_2=2,6$ ở gần đáy (riêng $W_4=W_5=0$). Hệ số Ai(m^2/ngày) $A_1=A_2=70$; $A_3=100$; $A_4=A_5=21$(đo được trong khảo sát). Nhiệt độ nước giảm theo độ sâu từ 27,5°C ở bề mặt đến 17,2°C ở đáy. Cường độ bức xạ giảm theo độ sâu theo quy luật **Q**(cal/cm^2/phút) = **Qo.exP(–0,09.2)**; Qo = 0,764cal/cm^2/phút, là cường độ bức xạ trên mặt biển.

Nồng độ các hợp phần tại mặt biển có các giá trị trung bình là: C_1,C_2,C_3(mg khô/m^3) = 250; 15; 400; C_4,C_5(mgP/m^3) = 25;12. Các hệ số chuyển hóa trong chu trình phốt pho được chọn phù hợp với điều kiện biển nhiệt đới, từ kết quả nghiên cứu của Nguyễn Tác An và Xergeev, bước tính theo độ sâu 0,5m, sai số 10^{-4}. Kết quả trên hình 11 cho thấy các sinh vật nổi phát triển mạnh ở lớp nước 25m trên cùng, với cực đại nằm ở lớp nước 10-15m. Dưới 25m mật độ các sinh vật giảm nhanh và triệt tiêu ở 60m. Ba hợp phần còn lại biến đổi theo xu thế tăng dần theo độ sâu, phù hợp với vị trí nguồn tiêu thụ và tái tạo chúng. Sự biến đổi ngược pha của thực vật phù du (G) và phốt pho hòa tan (C_4, C_5) phản ánh đúng bản chất quá trình sinh hóa trong hệ sinh thái biển.



Hình 11: **Phân bố thẳng đứng của các hợp phần trong chu trình phốt pho ở vùng nước trồi biển Ninh Thuận - Bình Thuận** (theo Đoàn Văn Bộ - 1991)

Khi nghiên cứu Tảo silic vùng cửa sông ven biển Thái Bình và vùng biển Ninh Thuận - Bình Thuận có độ sâu trên 20m, chúng tôi thấy phân bố mật độ tế bào cũng giống như sinh khối là giảm dần theo độ sâu. Quy luật này đúng cho cả phần biển ven bờ và trong sông, tuy nhiên có các điểm, đặc biệt là ở chính các cửa sông kết quả có thể ngược lại. Vùng biển khơi Ninh Thuận - Bình Thuận cho thấy ở những vùng có độ sâu 30m trở lại, sinh khối ở tầng 10-20m thường cao hơn tầng mặt, ở những trạm có độ sâu trên 30m sinh khối ở tầng 30-50m thường lớn hơn các tầng khác và ở độ sâu trên 100m vẫn đo được sinh khối của Tảo silic (bảng 3). Nghiên cứu về thành phần loài và mật độ tế bào Tảo silic tới độ sâu 2000m ở Ấn Độ Dương và Thái Bình Dương thuộc Nam Cực của Kozlova đã cho thấy hầu hết các loài Tảo silic phân bố ở lớp nước 0 - 50m, ở lớp 50 - 100m Tảo silic giảm nhiều. Lớp 100 - 1.000m số lượng Tảo

silic hầu như không đổi, nhưng ở lớp 1000 - 2000m dường như có tăng so với lớp 100 – 1.000m. Con người thu hoạch phù du biển chủ yếu thông qua đánh bắt cá, giáp xác và động vật thân mềm, ước tính chỉ vào khoảng 1% năng suất sơ cấp thực. Thu hoạch phù du biển trực tiếp hoặc nuôi trồng trên vùng thềm lục địa là việc làm khó khăn về kỹ thuật và giá thành sẽ là quá cao. Hiện năng suất của biển ngày một giảm là do hậu quả của ô nhiễm, của khai thác quá mức và do sự phá vỡ cảnh quan các bãi đẻ và nguồn thức ăn trong vùng cửa sông ven biển.

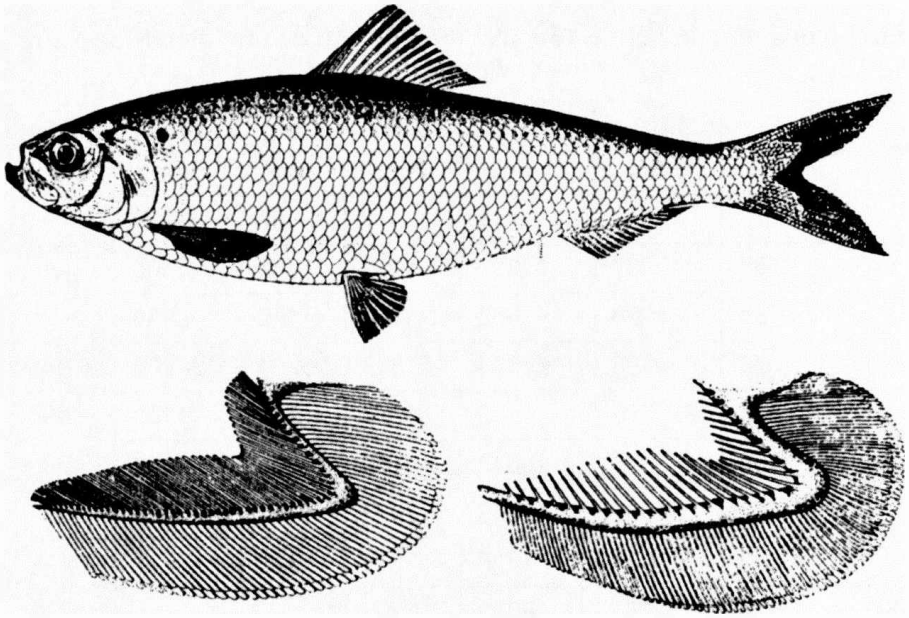
Bảng 3: **Phân bố của mật độ tế bào Tảo silic theo độ sâu ở vùng biển Ninh Thuận – Bình Thuận** (tháng VII-VIII/1992,x10^3/m^3)

Trạm	Giờ	Độ sâu	Tầng 0-5m	Tầng 10m	Tầng 20m	Tầng 30m	Tầng 50m	Tầng 70m	Tầng 100m	Đáy
1		76	144	13	52	67	238	791		
2		85	887	360	1322	140	668			
9		84	28	963	257	146	2480			
15		75	508	25631	1317	6294	27907	7049		
17		116	779	69	1777	260	4105	2695	2253	
19		100	98	10013	8160	9663	6044	4780	1535	
22		26	1996	349	2923					
24		43	2007	1720	1287	5322				1725
26	15	20	152	8053	5903					
	19		446	585	7841					
	23		289	2777	6263					
	03		2488	2210	1460					
	07		2176	3700	934					
	13		830	1119	2426					

Vai trò của thực vật phù du trong các thủy vực nước ngọt giàu dinh dưỡng và bị ô nhiễm bởi các chất hữu cơ là đặc biệt to lớn. Sinh khối của chúng có thể đạt tới hàng trăm g/m^3, chúng cung cấp ôxy cho vi sinh vật hiếu khí hoạt động phân giải các chất hữu cơ và lấy đi lượng muối khoáng cũng như nhiều chất dinh dưỡng khác có trong môi trường. Tuy nhiên trong các thủy vực như vậy nếu không có các động vật không xương sống và cá có bộ phận ăn lọc (H.12) thì thường không tránh khỏi hiện tượng "nước nở hoa" gây nên bởi Vi khuẩn lam, Tảo mắt, Tảo silic hay Tảo lục. Khi hiện tượng "nước nở hoa" xảy ra sẽ giết chết các động vật thủy sinh bởi ôxy cạn kiệt vào ban đêm do quá trình hô hấp của tảo, đồng thời do một số loài tảo trong trao đổi chất hay tiết ra từ phân hủy xác chúng một số chất có khả năng gây độc. Các chất này thường đạt tới nồng độ gây chết khi tảo có mật độ cao hay khi phân hủy với khối lượng lớn. Những thủy vực như thế thường dẫn tới tình trạng chỉ còn phân giải yếm khí, ở lớp bùn đáy chứa nhiều khí H_2S, NH_4, sẽ không có động vật nào sống được, khi đó thủy vực ở vào tình trạng "thủy vực chết". Hiện tượng này thấy rõ ở các hồ chứa nước thải của thành phố. Để tránh cho các hồ chứa nước thải sinh hoạt không rơi vào tình trạng "chết" thì hiện nay duy trì nuôi cá mè với sản lượng 0,5 – 1 tấn/ha/năm là tỏ ra hữu hiệu. Cá mè có bộ phận

ăn lọc thực vật phù du nên có thể kiềm chế sự phát triển quá mức của tảo, bằng cách này đã lấy khỏi thủy vực ít nhất 5-10 tấn thực vật phù du/ha/năm.

Hồ Tây hiện là hồ duy nhất trong số 9 hồ của Hà Nội có diện tích từ 3 ha trở lên vẫn còn giữ được ở mức giàu dinh dưỡng ở phần lớn hồ, trừ vùng gần cống thải là ở mức ô nhiễm nhẹ. Với diện tích 520ha, không cần cho thêm thức ăn nhưng sản lượng cá vẫn đạt từ 500 – 600tấn/năm, trong đó 80 – 85% là cá mè trắng và cá mè hoa.



Hình 12: **Cá mè và bộ phận ăn lọc của nó**

2.1.3. Nhóm sống bám

Nhóm này bao gồm các tảo sống bám trên nền đáy, trên các động vật đáy, thực vật thủy sinh và các vật ẩn nhập dưới nước, kể cả thuyền bè. Trong các thủy vực nước ngọt, nhóm này có thành phần loài khá phong phú của lớp Tảo silic lông chim, các lớp *Ulothricophyceae, Conjugatophyceae, Charophyceae* của Tảo lục và một số Tảo vàng, Tảo vàng ánh. Chúng bám hoặc sống tự do trên nền đáy, trên các vật ẩn nhập dưới nước và trên động thực vật thủy sinh, nơi có ánh sáng tới được ở các thủy vực sâu và tất cả các thủy vực nông như hồ, ao, đầm, sông suối, kênh rạch, ruộng nước v.v. Chúng là thức ăn cho động vật không xương sống đáy và cá. Trong các thủy vực nước lợ và nước mặn như đầm phá, thềm lục địa và các đại dương, nhóm này cũng khá phong phú. Phần lớn chúng có kích thước từ vài xăng ti mét đến vài chục mét, gồm hầu hết Tảo nâu, Tảo đỏ và một số Tảo lục thuộc lớp *Siphonophyceae, Charophyceae,* bộ *Ulvales* và một số Tảo silic. Tảo lục thường sống ở vùng nước lợ nhạt (độ muối 0,5 – 5‰) như ở các cửa sông, đầm phá và các bãi vùng triều. Tảo đỏ và Tảo nâu thường sống ở các bãi vùng triều và dưới triều vùng thềm lục địa có nền đáy là cát, đá hay vỉa san hô. Tùy điều kiện mà chúng có thể phát triển thành thảm dày trên diện rộng hay hẹp. Năng suất của chúng có khi đạt cao hơn bất kỳ năng suất của hệ sinh thái trên cạn nào, như năng suất của rong lươn nước lợ, của Tảo nâu ở vùng ven bờ California, các vỉa san hô của vùng nhiệt đới cũng thuộc loại này, năng suất có thể đạt khoảng 500 – 4.000g khô/m^2/năm (R. H. Whittaker).

Biển Việt Nam theo Nguyễn Hữu Đại (1991) thì từ Đà Nẵng đến Vũng Tàu có nhiều thảm rong mơ (*Sargassum* thuộc Tảo nâu), có những thảm rộng hàng trăm hecta, sinh khối đạt 12kg tươi/m^2, rong dài tới 2m, sống nhiều ở độ sâu từ 0,5-5m. Mùa thu hái chính vào tháng tư đến tháng sáu, sản lượng cả vùng ước tính khoảng 10.000-15.000 tấn tươi/năm.

2.2. Công nghệ nuôi cấy và sử dụng tảo trong nuôi trồng thủy sản

Tảo phù du là thức ăn chính của các loài động vật không xương sống phù du, tảo là thức ăn không thể thay thế cho ấu trùng của các loài tôm, cua, cá và thân mềm. Hàm lượng dinh dưỡng của tảo phù du rất cao, như ở *Chlorella* protein chiếm 40-60% trọng lượng khô, ở *Dunaliella* là 57%, ở *Spirulina* là 65-70%, ở *Scenedesmus* là trên 30%. Ngoài protein, lipit, hydratcarbon, các vitamin, tảo còn cung cấp cho động vật các hợp chất silic, canxi cacbonat và pectin, các chất này có vai trò trong cấu trúc nên bộ xương của động vật không xương sống.

Theo Ryther và Goldman (1975), Allen và Nelson đã nuôi Tảo silic làm thức ăn cho động vật không xương sống từ năm 1910. Ở Nhật Bản, tiến sĩ Fujinaga cho rằng tảo *Skeletonema costatum* và *Chaetoceros* sp. là thức ăn khởi đầu tiên quyết cho ấu trùng tôm từ giai đoạn Zoea đến Postlava. Từ năm 1940, người Nhật đã đề xuất hai phương pháp nuôi Tảo silic. *Thứ nhất* là phân lập từ tự nhiên những loài cần rồi nuôi chúng trong môi trường có bổ sung các muối dinh dưỡng, chiếu sáng nhân tạo và cấp khí liên tục; phương pháp này chủ động có được các loài tốt. *Thứ hai* là nước biển được lọc thô, giữ lại một số tế bào của một số loài như là các yếu tố giống, bổ sung vào môi trường nuôi một số phân vô cơ, chiếu sáng và sục khí; phương pháp này không đảm bảo chắc chắn thu được các loài như ý muốn. Do nhu cầu thức ăn cho ấu trùng một số loài hải sản phải có Tảo silic nên công nghệ nuôi Tảo silic khá phát triển và người ta đã chọn ra một số loại môi trường thích hợp cho từng nghành tảo như:

Tảo silic dùng các môi trường Lioa-Huang, Guilard-Rythes, Chu 10.

Tảo lục dùng các môi trường Tamia, Prata, Maier.

Các nhà nghiên cứu Nhật Bản cũng đã đưa ra được bảng thống kê về các loài tảo cần cho các giai đoạn ấu trùng của một số loài tôm (bảng 4).

Bảng 4: **Các loài tảo cần cho giai đoạn ấu trùng của một số loài tôm**

Loài tôm	Tảo làm thức ăn	Giai đoạn	Tỷ lệ sống
Penaeus aztecus	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	50
P. duorarum	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	60 - 80
P. indicus	Tảo silic hỗn hợp	Z1-M1	21,4
P. japonicus	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	40 - 50
P. japonicus	Tảo silic hỗn hợp	Z1-P1	38,7
P. japonicus	*Chaetoceros* sp.	Z1-P1	57,6
P. monodon	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	30 - 40
P. monodon	Tảo silic hỗn hợp	Z1-P20	20
P. monodon	Tảo silic hỗn hợp	Z1-Z3	90
P. semisulcatus	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	4 - 50
P. sefiferus	*Skeletonema costatum*	Z1-M1	50

Ở Việt Nam những năm đầu thập kỷ 70, việc sản xuất giống các loài hải sản qúy mới bắt đầu được quan tâm. Do đó việc nghiên cứu nuôi tảo cũng mới được chú ý, mục tiêu là tìm loài thích hợp cho điều kiện Việt Nam và điều kiện nuôi thích hợp cho sinh khối nhanh để phục vụ nuôi tôm giống. Qua quá trình thí nghiệm Viện nghiên cứu Hải sản và một số cơ quan có nghiên cứu vấn đề này đã đưa ra hai môi trường nuôi Tảo silic biển *Skeletonema costatum*.

Môi trường nước biển nhân tạo (NBNT)

$NaNO_3/KNO_3$	24,0mg	$CoCl_2.6H_2O$	0,12 mg
$NaH_2PO_4.12H_2O$	3,0 mg	$MnCl_2.4H_2O$	0,18 mg
$Na_2SiO_3.9H_2O$	15,0 mg	$NaMO_4.2H_2O$	0,006 mg
Na_2EDTA	9,0 mg	H_3BO_3	0,03 mg
$FeCl_3.6H_2O$	3,0 mg	$CuSO_4.5H_2O$	0,06 mg
$CaCl_2.2H_2O$	9,0 mg	NaCl	20,0 g
$ZnSO_4.7H_2O$	0,03 mg	Nước cất	1 lít

Môi trường nước biển bổ sung (NBBS), trong 1 lit nước biển

$NaNO_3/KNO_3$	8,0 mg	$CuSO_4.5H_2O$	0,02 mg
$NaH_2PO_4.H_2O$	1,0 mg	$ZnSO_4.7H_2O$	0,01 mg
$Na_2SiO_3.9H_2O$	5,0 mg	$CoCl_2.6H_2O$	0,04 mg
Na_2EDTA	0,3 mg	$MnCl_2.4H_2O$	0,06 mg
$FeCl_3.6H_2O/Fe_2SO_4$	1 mg	$NaMoO_4.2H_2O$	0,002 mg
$CaCl_2.2H_2O/CaSO_4$	3 mg	H_3BO_4	0,01 mg

Nếu muốn giữ giống tảo trong một thời gian ngắn hoặc dài thì có thể kìm chế sự phát triển của chúng bằng nhiệt độ, thời gian chiếu sáng và mật độ nuôi như sau:

Cách 1:

Mật độ tảo : $20 - 25.10^4$ /thiết bị/ml.

Nhiệt độ : 5 – 6°C.

Mỗi tuần đưa tảo ra ánh sáng 1000-1500lux trong 2 giờ và lắc đều rồi lại đưa vào điều kiện kìm hãm.

Cách 2: Giữ trên môi trường đặc agar, ánh sáng yếu, nhiệt độ mát

Môi trường có 1,5% agar (một lít môi trường cho 15g agar)

Nhiệt độ : 15 – 20°C

Ánh sáng : 500 – 600lux

Cách 3: Nền giấy lọc, ánh sáng yếu, nhiệt độ mát

Tẩm giấy lọc bằng dung dịch nuôi rồi đặt trong hộp petri

Cấy tảo lên giấy lọc rồi đậy nắp hộp petri

Giữ ở nhiệt độ 15-20°C

Ánh sáng : 500 – 600lux

Cả 3 cách trên có thể giữ tảo trong 2-4 tuần. Nếu muốn giữ tiếp cần cho thay lại môi trường mới và tiếp tục giữ trong điều kiện của mỗi cách như trên. Nếu muốn cho phát triển thì chuyển sang môi trường lỏng và để ở điều kiện thích hợp.

Muốn giữ giống lâu dài thì để mẫu trong môi trường nước hay môi trường đặc aga rồi để trong tối và lạnh. Sau 10 tháng phải cho ra điều kiện bình thường để phát triển lại, sau đó muốn lưu giữ tiếp lại tiến hành lặp lại theo cách giữ lâu dài.

Cho đến nay tảo vẫn là thức ăn không thay thế được của ấu trùng nhiều loài tôm biển. Các loại thức ăn khác (thức ăn nhân tạo hay ấu trùng nhuyễn thể) chỉ là thức ăn bổ sung nếu không đủ tảo. Bảng 5 cho ta thấy ảnh hưởng của các loại thức ăn đến tỷ lệ sống của ấu trùng tôm he.

Bảng 5: **Tỷ lệ sống của ấu trùng tôm he trên các loại thức ăn khác nhau**

Giai đoạn ấu trùng	Thức ăn sử dụng	Tỷ lệ sống (%)
Z1-Z3	*Chaetoceros spp*	70
	Lansy	50
M1-M3	*Chaetoceros* sp. + *Artemia*	80
	Artemia	72

Mật độ của tảo trong môi trường nuôi ấu trùng tôm cũng ảnh hưởng tới tỷ lệ sống của ấu trùng (bảng 6)

Bảng 6: **Ảnh hưởng của mật độ tảo cho ăn lên tỷ lệ sống của ấu trùng tôm**

Mật độ tế bào ($x10^4$/ml)	Mật độ ấu trùng (Z1,con/l)	Tỷ lệ sống (%) Z1/Z3, M1
1-2	200	45,5
3-4	200	61,5
5-6	200	83,0
7-8	200	93,5
9-10	200	87,6

Khi nuôi ấu trùng tôm bằng tảo tươi ngoài giá trị thức ăn tảo còn hấp thụ đi các chất có thể gây độc cho tôm nếu ở nồng độ cao như CO_2, NH_3, NO_2, NO_3.

2.3. Tảo là chỉ thị sinh học của môi trường

Cho đến nay các nhà môi trường theo trường phái Mỹ vẫn nặng về căn cứ trên các chỉ tiêu hóa học môi trường để đánh giá mức độ ô nhiễm môi trường. Trong khi trường phái châu Âu thì cho rằng nếu chờ tới khi xác định được hàm lượng bằng phân tích hay có các biểu hiện bị tác động trên cơ thể thì đã quá muộn. Theo trường phái này thì mọi môi trường sống đều có một hệ sinh thái ổn định cả về thành phần loài, cấu trúc và sản lượng. Các đặc điểm của mỗi hệ sinh thái có thể thay đổi theo chu kỳ của thời tiết, khí hậu một cách có quy luật. Bất kỳ một thay đổi nào ảnh hưởng tới thành phần, cấu trúc và sản lượng của hệ sinh thái đó đều được coi là môi trường đã bị ô nhiễm. Chính vì vậy mà nhiều nước ở châu Âu đã hoàn thành hoặc đang tích cực hoàn thành bản đồ các hệ sinh thái chuẩn trên phạm vi toàn lãnh thổ của nước họ. Một khi đã có bản đồ này rồi

thì việc giám sát với mục đích bảo vệ môi trường sẽ được dễ dàng và chính xác. Như vậy vai trò của các sinh vật chỉ thị trong đánh giá môi trường là vô cùng quan trọng vì ba lý do sau:

Thứ nhất là nồng độ tác động lên sinh vật có thể thấp hơn nhiều nồng độ có thể phát hiện bằng phân tích hóa học;

Thứ hai là hiệu qủa tác động đơn lẻ của các chất có thể sẽ rất khác với khi phối hợp với các chất khác có trong môi trường;

Thứ ba là hiệu quả độc còn phụ thuộc vào đặc tính môi trường nhận nó.

Theo trường phái coi trọng các chỉ thị sinh học thì việc đánh giá tác động lên môi trường căn cứ vào các mục tiêu là:

1. Sức khỏe cộng đồng;
2. Các chức phận của môi trường (nước uống, nước tưới, nước cho công nghiệp hay vui chơi giải trí);
3. Bảo tồn thiên nhiên hay phong cảnh;
4. Các mục đích sinh thái.

2.3.1. Khả năng chỉ thị sinh học của tảo trong môi trường nước

Tảo là một trong 7 nhóm sinh vật đã được dùng làm chỉ thị sinh học trong nghiên cứu đánh giá chất lượng nước (vi khuẩn, nguyên sinh vật, tảo hiển vi, giáp xác nhỏ, động vật không xương sống lớn, thực vật thủy sinh và cá). Tảo ở đây bao gồm các vi tảo sống phù du, sống tự do hay sống bám trên đáy hay trên các vật thể khác ẩn nhập trong nước và có thể có cả các tảo lớn thuộc Tảo vòng (*Charophycophyta*). Trong hệ sinh thái thủy vực, tảo giữ vai trò là sinh vật sản xuất, tạo ra năng suất sơ cấp cho hệ, chúng là mắt xích đầu tiên của nhiều chuỗi trong lưới dinh dưỡng và cũng là một trong các nguồn ôxy chính của hệ sinh thái. Tảo là các thực vật bậc thấp quang tự dưỡng hay dị dưỡng kiểu hoại sinh, các chất vô cơ hay hữu cơ có thể hấp thụ sẽ được tảo đồng hóa, do vậy tảo có thể là khâu đầu tiên trong quá trình tích tụ sinh học. Tảo có nhân thật và có chu trình sống ngắn, sinh sản nhanh, do vậy quá trình phân bào có tơ dễ gặp các điều kiện bất lợi và chính điều kiện bất lợi thường hay kích thích quá trình sinh sản hữu tính, cấu trúc tế bào tảo lại rất mỏng manh. Do vậy, tảo có thể rất mẫn cảm với các chất có khả năng gây nên các biến đổi về cấu trúc di truyền hoặc làm rối loạn quá trình trượt của nhiễm sắc thể trên thoi vô sắc của quá trình phân bào, nên khả năng có các biến đổi di truyền thể hiện ra trên hình thái là cao.

Trên cơ sở thí nghiệm cho phép và đặc tính của tảo chúng tôi thấy có thể sử dụng 5 loại chỉ thị sau:

1. Các loài chỉ thị;
2. Chỉ thị tích lũy sinh học;
3. Các cá thể và các quần thể như là các chỉ thị;
4. Cấu trúc quần xã;
5. Chức năng quần xã.

2.3.2. Các phương pháp dùng tảo làm chỉ thị môi trường

Với các chỉ thị trên và điều kiện có thể thực thi thì theo Friedrich (1992), ở nước ta có thể áp dụng 5 kiểu phương pháp sau:

2.3.2.1. Các phương pháp sinh thái học

Phân tích quần xã tảo: kiểm kê thành phần loài, chỉ số Tảo lục, các hệ số tảo, hệ số tảo dựa trên các Tảo silic, tảo đầm hồ ưu thế, hệ số dinh dưỡng và chỉ số đa dạng có thể tính theo công thức của Simpson (1949): $I = \sum \frac{nj(nj-1)}{N(N-1)}$; hoặc theo công thức của Margalef (1961): $D = S - \frac{1}{\ln(l)}$.

S = no của số loài trong quần xã,

N = no các cá thể trong quần xã,

l = tổng số no của các cá thể trong quần xã,

n_j = no của các cá thể của loài thứ j,

ln(l) = loga tự nhiên xấp xỉ công thức Sterlings đang dùng.

Trên thế giới, tảo đã được dùng từ lâu để đánh giá chất lượng nước, độ dinh dưỡng, độ ô nhiễm, sự nhiễm độc thông qua thành phần loài, cấu trúc quần xã và năng suất tảo. Như từ năm 1948 Nygaard đã đưa ra công thức tính độ dinh dưỡng của thủy vực dựa hoàn toàn trên cấu trúc quần xã tảo $Q = M + Chl + C + \frac{E}{D}$

Q < 1 độ dinh dưỡng nghèo;

Q = 1–5 độ dinh dưỡng trung bình;

Q > 5 độ dinh dưỡng giàu.

Năm 1965 Schroevers cũng đưa ra công thức tính độ dinh dưỡng của thủy vực chỉ dựa trên hai nghành tảo $Q = 100.\frac{Chl - D}{Chl + D}$.

Q < –20 độ dinh dưỡng nghèo;

Q = –20 ÷ +20 độ dinh dưỡng trung bình;

Q > 20 độ dinh dưỡng giàu.

(Ghi chú: M = Vi khuẩn lam, Chl = lớp Tảo lục dạng hạt, C = Silic trung tâm,

E = tảo mắt, D = họ Tảo lục *Desmidiaceae*).

- Sự hiện có hoặc vắng mặt các loài đặc trưng

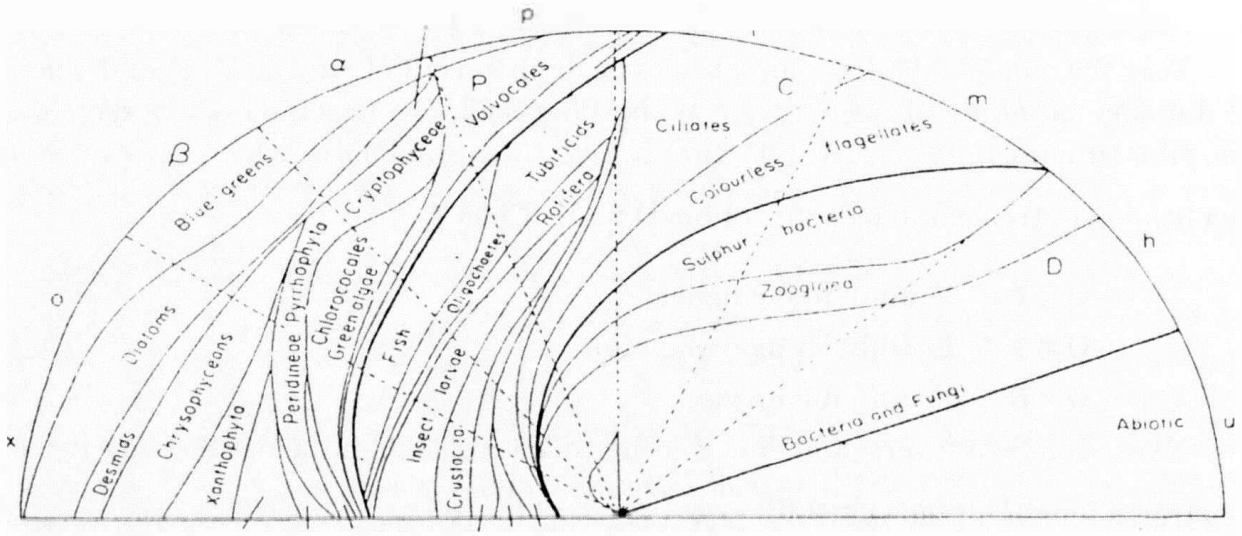
Dựa trên sự có mặt một số loài và mức độ đa dạng của tảo người ta có thể đánh giá được độ dinh dưỡng của thủy vực - bảng 7 (theo Liebman).

Cũng có thể dựa vào sự có mặt của một số loài tảo để đánh giá độ dinh dưỡng của thủy vực một cách chi tiết hơn như ở độ dinh dưỡng Polysaprobity có tảo nhưng chỉ có *Euglenophycophyta, Volvocales*, một ít Vi khuẩn lam và vài cá; ở độ dinh dưỡng Alpha - mesosaprobity có Vi khuẩn lam, *Diatoms, Desmids, Cryptophyceae, Volvocales*, một ít *Chlorococcales, Euglenophycophyta*, cá; ở độ dinh dưỡng Beta- mesosaprobity có Vi

khuẩn lam, *Diatoms, Desmids, Peridineae, Chlorococcales* ít *Volvocales* ít *Euglenophycophyta* và *Chrysophyceans*, có thể có *Xanthophycophyta*, cá; ở Olygosaprobity và Xenosaprobity có Vi khuẩn lam, *Diatoms, Desmids, Peridineae, Chroococcales, Chrysophyceans, Xanthophycophyta, Rhodophycophyta, Phaeophycophyta, Charophyta*, ít *Euglenophycophyta*, cá (hình13).

Bảng 7: **Đánh giá độ dinh dưỡng theo sự hiện diện của một số loài tảo**

Nghèo dinh dưỡng	Dinh dưỡng trung bình	Ô nhiễm
Cyclotella bodanica	*Bulbochaete mirabilis*	*Oscillatoria putrida*
Tabellaria flocculosa	*Staurastrum punctulatum*	*Spirulina jenneri*
Synedra acus var. *angustissima*	*Ulothrix zonata*	*Euglena viridis*
Micrasterias truncata	*Cladophora glomerata*	*Bodo putrinus*
Surirella spiralis	*Euastrum oblongum*	*Tetramitus pyriformis*
Dinobryon, Mallomonas	*Batrachospermum vagum*	



Hình 13: **Tảo chỉ thị cho độ dinh dưỡng của môi trường tự nhiên**

2.3.2.2. Các phương pháp sinh lý và sinh hóa

Các phương pháp sinh lý và sinh hóa dựa trên sự sản sinh và tiêu thụ ôxy, sự kích thích hay kiềm chế hô hấp và sinh trưởng tảo

2.3.2.3. Các phương pháp độc tố

Đánh giá hiệu quả độc tố của các chất nghiên cứu lên các cơ thể dưới các điều kiện phòng thí nghiệm đã xác định (kiểm tra độc tố hoặc xét nghiệm sinh học). Các loài tảo mà Niels De Pauw (khoa Tiếp cận sinh thái và Sinh học môi trường – Đại học Tổng hợp Ghent của Bỉ) sử dụng cho ra các tiêu chuẩn xét nghiệm sinh học và kiểm tra độc tố mạnh là *Scenedesmus subspicatus, Ankistrodesmus falcatus, Haematococcus pluvialis* và *Phormidium autumnale*. Các chi này phổ biến ở Việt Nam và các loài này cũng có

thể có trong môi trường nghiên cứu, nếu không có thì có thể thay thế bằng các loài khác của chi có trong môi trường.

2.3.2.4. Các phương pháp tích tụ sinh học

- Các nghiên cứu tích tụ sinh học của các vật chất bởi các cơ thể đang sống trong môi trường nghiên cứu (giám sát thụ động).

- Các nghiên cứu tích tụ sinh học của các vật chất bởi các cơ thể đã tiến hành kỹ lưỡng trong môi trường nuôi thí nghiệm (hoạt động giám sát).

2.3.2.5. Các phương pháp hình thái học và mô học

- Phát hiện các thay đổi về hình thái cơ thể và phương thức sinh sản của các loài ở ngoài tự nhiên và trong phòng thí nghiệm.

2.4. Gây nhiễm độc môi trường

Như đã nói ở trên, trong quá trình biến đổi của môi trường do tương tác của các yếu tố trong môi trường đó hoặc do tác động của các yếu tố bên ngoài (dòng chảy, mưa nắng, canh tác v.v.) có những thời điểm mà môi trường có các yếu tố đạt tối ưu cho một hay vài loài. Loài này sẽ phát triển mạnh lấn át các loài khác và đạt mật độ hàng triệu tế bào trong một lít nước, gây nên hiện tượng đổi màu nước và gọi là "nước nở hoa", ở các vùng ven biển nước thường chuyển thành màu vàng, đỏ, đỏ nâu hay nâu và được gọi là "thủy triều đỏ". Các loài gây nên hiện tượng này ở nước ngọt thường thuộc các ngành Tảo lục, Tảo mắt, Tảo lông roi, Tảo silic và Vi khuẩn lam; ở nước lợ và nước mặn thường là các loài thuộc Tảo hai rãnh, Tảo silic và Vi khuẩn lam. Khi gây ra hiện tượng "nước nở hoa" thường kèm theo hiện tượng gây độc môi trường, làm chết các động vật thủy sinh.

Gây độc môi trường thường do hai nguyên nhân. Thứ nhất do phát triển quá mức của tảo làm mất cân bằng ôxy do hô hấp của chúng vào ban đêm, hay do quá trình phân hủy tăng bởi các chất tiết của chúng trong quá trình sống hay do hiện tượng chết hàng loạt khi môi trường không còn đáp ứng cho sự phát triển của chúng. Thứ hai là một số loài tảo có độc tố, tác dụng độc được thể hiện khi tảo đạt tới mật độ nhất định. Ngành Tảo hai rãnh (*Dinophycophyta*) được thừa nhận rộng rãi là ngành hay gây nên hiện tượng "nước nở hoa" hay còn gọi là "thủy triều đỏ", tạo nên các miếng vá trên đại dương, có thể rộng tới vài km^2. Khi gây nên hiện tượng này mật độ tế bào có thể đạt tới 1-20 triệu tế bào trong 1 lít nước, và thường xảy ra ở vùng kín gió. Một số loài của các chi *Prorocentrum, Gymnodinium, Gonyaulax, Ceratium, Alexandrium, Pyrodinium, Dinophysis, Peridinium* và *Cochlodinium* đã được các báo cáo ghi nhận gây ra đầu độc khi nở hoa. Tuy nhiên cũng có nhiều loài dù nở hoa cũng không gây ra độc cho môi trường (Dragovich 1965, Wilton và Barham, 1968). Hiện tượng độc có thể có 3 trường hợp:

(1) làm chết cá và vài động vật không xương sống,

(2) làm chết các động vật nguyên sinh,

(3) giết một số động vật biển nhưng độc tố tập trung trong các ống hoặc tuyến tiêu hóa của động vật thân mềm hai mảnh vỏ (ngao, trai, hầu, diệp v. v.).

Độc tố tách từ sò bơ Alaska và trai California có độc tố mạnh như độc tố sản xuất dưới điều kiện *in vitro* trong nuôi *G. catenella* (Proctor, 1975). Saxitoxin có tác dụng ngăn chặn sự vận chuyển bình thường qua các xinap thần kinh cơ bởi gây trở ngại vận

động của các ion natri qua màng (Kao, 1972). Đặc biệt là các con trai có thể trở nên rất độc đối với con người khi mật độ trong ống tiêu hóa của *G. catenella* đạt 100 – 200 tế bào/lít, trong khi trước lúc biểu hiện "nước nở hoa" mật độ tế bào đã đạt tới 20.000 – 30.000tế bào/lít (Schantz, 1966). Bờ biển Thái Bình Dương thường gây nên độc bởi sự hình thành chuỗi *Gonyaulax catenella* Whedon et Kofeid, chất độc của nó gọi là saxitoxin (Evans, 1971), có tính độc lớn hơn 100.000 lần cocain (Steidinger và Joyle, 1973). Loài thứ hai hình thành chuỗi là *G. monilata* Howell, giết cá ở các vùng xa bờ của bờ Tây Florida, tuy nhiên chúng không gây nên quá trầm trọng như *Gymnodinium breve* và có điều đặc biệt là sau *G. breve* nở hoa thì thường tiếp theo là sự phát triển bùng phát của *G. monilata*. Độc tố của *G. monilata* đã khám phá ra dưới các điều kiện *in vitro* (Aldrich, 1967) và dược lý của độc tố *G. breve* đã được phân tích (Sievers, 1969; Abbott và Paster, 1970; Stidinger, 1973) cho thấy không xốc như saxitoxin. *G. excavata* (Braarud) Balech đã gây nên độc làm tê liệt động vật thân mềm ở vùng bờ Atlantic, độc tố của chúng độc hơn saxitoxin. Độc tố tác động lên người thường ở đường hô hấp và làm ngưng tim mạch trong vòng 12 tiếng sau khi ăn bọn hai mảnh vỏ đã có độc tố (Steidinger, 1973). Cũng có nhiều câu hỏi đặt ra là nguyên nhân gì đã gây ra hiện tượng "thủy triều đỏ". Các giải thích từ nhiều địa phương có hiện tượng này đều có chung quan điểm là kết qủa của sự tương quan các yếu tố kết hợp với các chất dinh dưỡng bề mặt do hoạt động của các dòng biển hoặc do hỗn loạn thủy triều, hoặc do các dòng lục địa làm tăng phốt phát và giảm độ muối. Dòng lục địa thường giàu vitamin B_{12} do vi khuẩn và Vi khuẩn lam tạo ra từ trên đất liền, mà chúng ta được biết hầu hết Tảo hai rãnh có nhu cầu B_{12} cho sinh trưởng và phát triển. Theo Wilson (1966) thì sắt dạng phức đã kích thích sinh trưởng *G. breve*, loại sắt này thường có nhiều trong mùn là chất có sẵn trong tự nhiên đã được lọc vào biển và góp phần gây "nước nở hoa" (Prakash và Rashid, 1968). Cũng có nghiên cứu (Wilson, 1967; Reid, 1972) cho rằng các loài có độc tố nở hoa thường sản sinh nang nằm trong lớp lắng đọng và chu trình tạo nang và thoát nang diễn ra đều đặn trong nhiều loài ở vùng ven biển và cửa sông gây nên "nở hoa nước" (Steidinger, Ingle, 1972, Steidinger, 1973). Thủy triều đỏ thường do Tảo hai rãnh, chúng có ưu thế hơn trong cạnh tranh với Tảo silic do có khả năng lấy và đồng hóa nitrat trong tối và không phụ thuộc vào muối silic (Harrison, 1976).

Chương 3
PHÂN LOẠI TẢO

Papenfuss (1955) đã xem xét lại lịch sử sự phân loại các nhóm lớn của tảo và lịch sử khám phá ra sinh sản hữu tính của chúng. Linaeus (1753) đưa ra 14 chi tảo, nhưng chỉ 4 trong chúng (*Conferva, Ulva, Fucus, Chara*) là tảo đúng với định nghĩa bây giờ. Năm 1836 Harvey đã thừa nhận 4 nhóm tảo lớn là Tảo nâu, Tảo đỏ, Tảo lục và Tảo silic, màu của chúng là sự biểu hiện của sắc tố khác nhau. Trong suốt thế kỷ 19, cho đến tận khi xuất bản cuốn "Tảo nước ngọt" ở Mỹ của G. Smith năm 1933, tảo được nhóm thành một lớp ngang hàng lớp Nấm thuộc ngành Thallophyta của giới Thực vật. Các nghiên cứu của vài thập niên đầu thế kỷ 20 đã phát hiện sự khác biệt về sắc tố giữa các nhóm tảo lớn có kèm theo khác biệt về sản phẩm dự trữ và cấu trúc tế bào. Do vậy đã đi đến kết luận là để một lớp Tảo là không hợp lý vì chúng không bao gồm các cơ thể có liên quan gần gũi và liên minh tự nhiên. Do đó Smith (1933, 1950) đã thừa nhận 11 nhóm tảo lớn, ông đã bỏ phạm trù Thallophyta và Tảo, ông đã nhóm thành 7 ngành (1950), ngang hàng với Bryophyta và các ngành khác của giới Thực vật, đó là Chlorophyta, Euglenophyta, Chrysophyta, Phaeophyta, Pyrrophyta, Cyanophyta và Rhodophyta (theo luật tên thực vật). Tuy nhiên Papenfuss (1946) đã chỉ ra sử dụng tên "*Chlorophyta*" nghĩa đen là "thực vật xanh" cho Tảo lục đã loại trừ việc sử dụng danh pháp này cho các thành viên khác của giới Thực vật với sắc tố và sản phẩm dự trữ giống nhau (Craigie, 1974). Do vậy ông đã đề nghị tên cho các ngành tảo thêm –phyco trước –phyta, phyco là để chỉ ra mức tảo về tổ chức. Theo ông Tảo lam có tên là Cyanochloronta, Tảo vòng là Charophyta còn tất cả các ngành khác đều thêm –phyco (Chlorophycophyta, Euglenophycophyta, Chrysophycophyta, Phaeophycophyta, Pyrrophycophyta, Rhodophycophyta, Cyanochloronta và Charophyta). Các đặc điểm đặc trưng của chúng tóm tắt ngắn gọn ở bảng 8.

Các ngành tảo này khác biệt về cấu trúc tế bào, thành phần sắc tố, thành phần vách tế bào, các sản phẩm dự trữ và có hoặc không có roi. Các đặc điểm này tóm tắt trong bảng 8, nhưng cũng phải lưu ý là sự tóm tắt này sẽ còn được sửa đổi và bổ sung vì nhiều ngành mới chỉ dựa trên một số ít đại diện.

Klein và Cronquis (1967) có xem xét lại sự phân loại tảo qua thành phần hóa học, cấu trúc và tiêu chuẩn chức phận và đã thừa nhận 6 ngành. Vi khuẩn lam chuyển vào với Vi khuẩn. Sau đó nhiều tác giả đã tách ngành Chrysophycophyta (Tảo vàng ánh) thành ba ngành là Chrysophycophyta, Xanthophycophyta (Tảo vàng) và Bacillariophycophyta (Tảo silic). Gần đây một số tác giả lại tách phân lớp Coccolithophoridophycidae thuộc lớp Chrysomonadophyceae của ngành Tảo vàng ánh thành một ngành tảo Haptophycophyta và bộ tảo vàng dạng mônat thành ngành Eustigmatophycophyta (Hibberd và Leedale, 1970, 1971b). Như vậy tùy theo tác giả mà tảo được nhóm thành 6, 7, 8, 9, 10, 11 hay 12 ngành (Rhodophycophyta, Cryptophycophyta, Haptophyco-

phyta, Dinophycophyta, Chrysophycophyta, Xanthophycophyta, Bacillariophycophyta, Phaeophycophyta, Eustigmatophycophyta, Euglenophycophyta, Chlorophycophyta và Charophyta). Qua những dẫn liệu trên cho thấy quả không sai khi nói "*thiên nhiên nhạo báng những khẳng định của con người*". Trong chuyên đề này chúng tôi theo hệ thống của Gordon F. Leedale chia tảo làm 12 ngành, dựa trên hình thái cơ thể, chu trình sống và cách thức sinh sản.

Bảng 8: **Các đặc điểm khác nhau cơ bản của 11 ngành tảo**

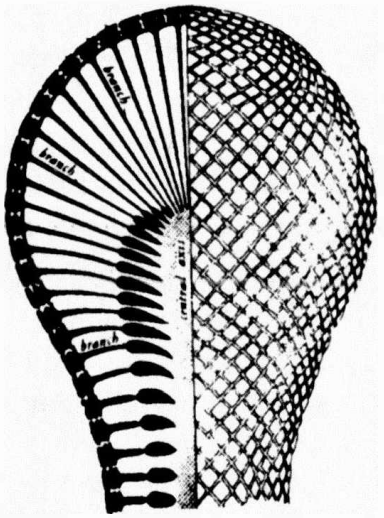
STT	Ngành	Hình thái cơ thể	Vách tế bào	Phân bố
1	Tảo đỏ - Rhodophycophyta	Đơn bào, đa bào dạng bản, dạng khối, dạng cây, không có giai đoạn chuyển động	Chính là xenluloza, một số có cutin, sulphat galactan, agar, porphyran, furcelleran, carrageenan	Nước lợ, nước mặn, một số ít loài ở nước ngọt
2	Tảo roi lông - Cryptophycophyta	Đơn bào dạng mônát, hai roi có độ dài không bằng nhau, nhưng đều có lông xếp không có quy luật	Tế bào trần	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn, một số sống cộng sinh với động vật không xương sống
3	Tảo hai rãnh - Dinophycophyta	Dạng mônát, sống đơn độc hay thành tập đoàn, hai roi nằm trong rãnh ngang và rãnh dọc	Trần hoặc bằng xenluloza chia thành nhiều mảnh	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn
4	Tảo có phần phụ - Haptophycophyta	Dạng mônát hay amip, sống đơn độc hay tập đoàn, có phần phụ giống roi hay mấu (haptonema)	Periplast, có các vẩy phủ với hình dạng đặc trưng cho loài	Nước lợ, nước mặn
5	Tảo vàng ánh - Chrysophycophyta	Dạng amip, dạng mônát đơn độc hay tập đoàn, có một hay hai roi không đều nhau, thường roi dài có lông, dạng hạt, dạng palmella, đa bào dạng sợi	Trần hoặc phủ vẩy có thành phần là chất hữu cơ có silic hay là pectin hoặc xenluloza	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn
6	Tảo vàng - Xanthophycophyta	Dạng amip, dạng mônát đơn độc có hai roi không bằng nhau, dạng hạt đơn bào hay tập đoàn, đa bào dạng sợi, dạng ống nhiều nhân	Trần, xenluloza	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn
7	Tảo một roi - Eustigmatophycophyta	Dạng mônát, dạng hạt. Giai đoạn chuyển động có một roi nhẵn (trừ hai chi có hai roi nhẵn), động bào tử có điểm mắt	Trần	Nước ngọt
8	Tảo silic Bacillaroiphycophyta	Dạng hạt, đơn độc, tập đoàn sợi, bản, zích zắc, palmella v. v.	Gồm hai mảnh bằng SiO_2. $7H_2O$	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn, đất ẩm
9	Tảo nâu - *Phaeophycophyta*	Đa bào dạng sợi, dạng bản, dạng cây. Kích thước có thể là hiển vi hoặc đạt tới 60m chiều dài	Xenluloza và anginic	Nước lợ, nước mặn, có 5 chi có loài sống ở nước ngọt
10	Tảo mắt - Euglenophycophyta	Dạng amip, dạng mônát đơn độc, có 2 roi, một số có 1 roi, có điểm mắt và không bào co bóp	Trần, một số có vỏ giáp $CaCO_3Fe_3SO_4$	Nước ngọt, một số ở nước lợ, nước mặn
11	Tảo lục - Chlorophycophyta	Mônát, hạt, các dạng tập đoàn, đa bào dạng sợi, dạng bản, dạng ống, dạng khối và dạng cây	Trần, periplast, xenluloza	Nước ngọt, nước lợ, nước mặn, đất ẩm

3.1. Các hóa thạch tảo

Theo quan điểm trước đây để Vi khuẩn lam vào tảo thì lịch sử của chúng có thể đã trải qua 3,1 tỷ năm, bắt đầu từ tiền Cambry (Schopf, 1976). Schopf đã tóm tắt lại các kiến thức về sinh vật ở tiền Cambry, ông và các cộng tác viên cùng một số tác giả khác đã mô tả một số tảo ở tiền Cambry. Gần như hầu hết tảo cổ xưa được ghi nhận đã là tiền nhân và một trong số chúng *Archacosphaeroides barbertonensis* Schopf. & Barghoorn được coi là tương tự Vi khuẩn lam *Coccoid* hiện nay. *Stromatolites* là bằng chứng về tính cổ xưa của Vi khuẩn lam, chúng có dạng đá xếp tầng trong cấu trúc đá vôi tương tự kiểu sinh trưởng của một số Vi khuẩn lam hiện đại. *Stromatolites* có niên đại khoảng 2,8 tỷ năm tuổi. Vi khuẩn lam đã tồn tại từ tiền Cambry tới hiện tại và có thay đổi chút ít. Croft và George (1959) đã tìm ra các đại diện của Stigonemataceae ở nhà thờ Devonian (Rhynie, Scotland). Từ giữa tiền Cambry (khoảng 2,5 – 1,7 tỷ năm) sự đa dạng của các hóa thạch sinh vật hiển vi (bao gồm cả Vi khuẩn lam) đã tăng. Ví dụ như 12 loài sinh vật hiển vi đã được xác nhận bởi Barghoorn và Tyler (1965), một số trong chúng đã có thể là các dạng coccoid (Licari và các cộng tác, 1969; Cloud và các cộng tác, 1975), các dạng khác như *Heterocystous* (Licari và Cloud, 1969) và các dạng sợi non *Heterocystous* của Vi khuẩn lam.

Tuy nhiên ở cuối tiền Cambry, vào khoảng 900 triệu năm về trước đã có khoảng 30 loài vi sinh vật được mô tả, bao gồm Vi khuẩn lam, Tảo lục và có thể cả Tảo đỏ. Chứng cứ về sự hiện diện của tảo có nhân là sự hiện có các thể giống nhân và các cấu trúc tế bào khác trong tế bào. Cloud và các cộng sự (1969) đã mô tả về các Tảo lục cổ nhất ở dạng đơn bào và được xem như là *chlorococcalean* về cấu trúc, chúng ở địa tầng từ 1,2-1,4 tỷ năm tuổi.

Theo Schopf (1970) lịch sử địa chất của vài nhóm tảo trở về trước được tóm tắt như sau: *Cyanochloronta* (tiền Cambry), Chlorophycophyta (tiền Cambry), Rhodophycophyta (Cambry), Phaeophycophyta (hạ tiền Cambry), Charophyta (Silura), Prymnesiophyceae (Triassic), Xanthophyceae (Cretaceous), Euglenophycophyta (Cretaceous). Schopf (1970) cũng đã tóm tắt quá trình hóa thạch của Tảo lục. Trong một loạt công trình, Johnson và Konishi (1956, 1958, 1959) đã trình bày tảo ở các kỷ Ordovician, Silura, Devon và Mississipian. Như đã dự đoán các tảo có đá vôi như Solenoporaceae và Corallinaceae của Tảo đỏ là phổ biến nhất và là bằng chứng rõ nhất của hệ tảo sớm này. Kesling và Graham (1962) đã mô tả chi tiết tảo *Dasycladalean*, *Ischadites*, tái cấu trúc chúng (hình 14).

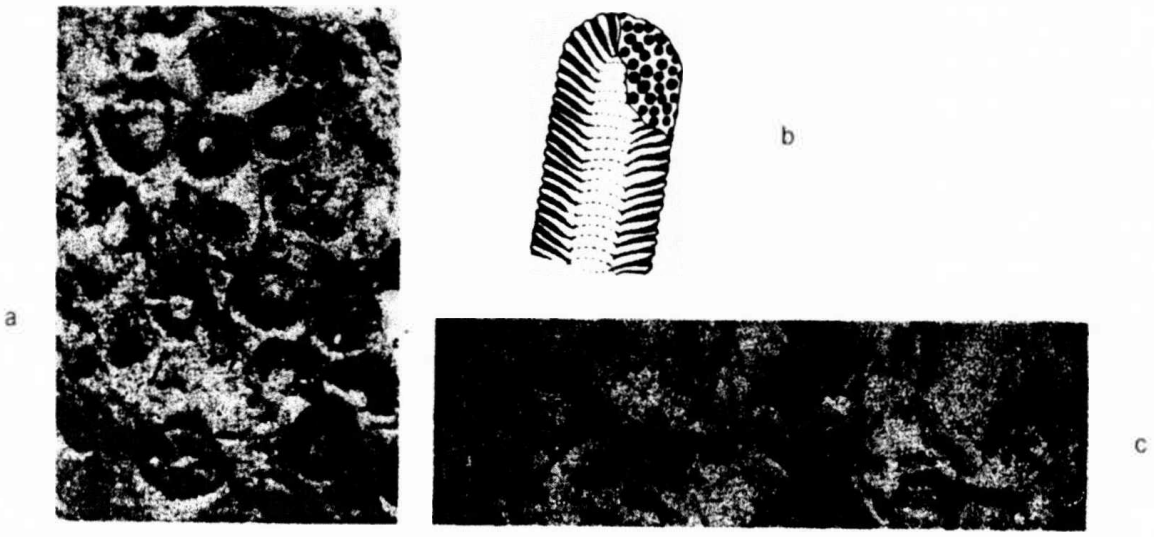


Hình14: **Hình tái tạo hóa thạch Tảo lục *Ischadites iowensis* Owen, Kesling và Graham**
(theo Kesling và Graham, J. Paleont - 1962

Vài chi *Dasycladacean* chứa vôi đã được tái cấu trúc (trình bày trong hình 15) như là Rhodophycophyta ở Ordovician và Mississipian (hình 16).

Có một điều thú vị là "tảo" hóa thạch không chắc chắn là *Prototaxites* (H.17) đã được Dawson mô tả đầu tiên từ kỷ Devon thượng. Một số mẫu của *Prototaxites* dài tới 2,2m và đường kính tới 0,9m, thân bao gồm các ống dài gần với nhau bởi vách mỏng,

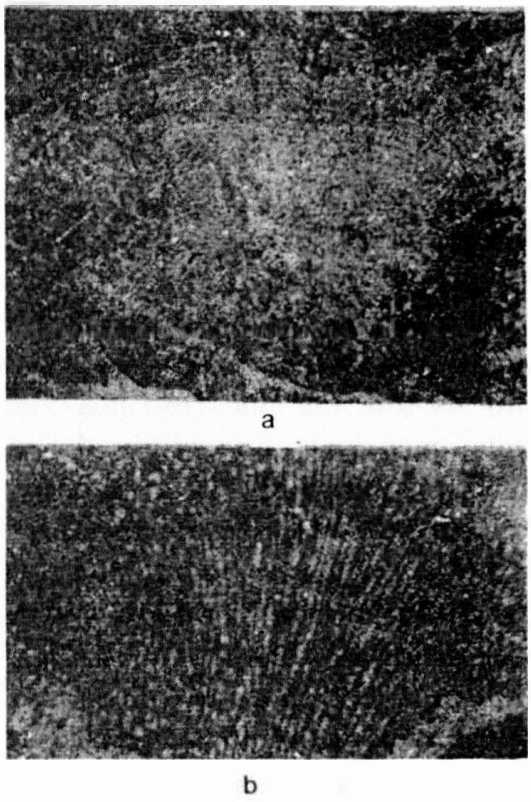
ống có vách ngăn ngang, kiểu cấu trúc này được xem là giống cuống tảo bẹ. Nhưng Arnold (1952) sau khi nghiên cứu cẩn thận các nguyên liệu còn được giữ tốt đã tin chắc cho rằng *Prototaxites* thuộc một họ nào đó của cỏ biển hiện nay. Theo Schmid (1976) dựa trên cơ sở bản chất của các lỗ vách ngăn đã kết luận *Prototaxites* có thể là không liên quan với nấm và tảo.



Hình 15: **Tảo lục Dasycladacean hóa thạch (Ordovician)**
(a) *Cyclocrinus porosus* Stalley. (theo Stolley trong Johnson); (b) *Anatolepora carbonica* Konishi. (theo Konishi); (c) *Primicorallina trentonensis* Whitfield. (theo H. C. Bold -1978).

Hóa thạch tảo không thấm canxi khác có thể có quan hệ với Tảo nâu đã được coi là từ thượng Devon ở New York (Fry và Banks – 1955), một trong số hóa thạch này các tác giả cho là giống với *Dictyota* như mô tả ở hình 18. Mặt khác Baschnagel (1966) đã mô tả *Desmid* nước ngọt, *Paleoclosterium leptum* (H.19) có từ giữa kỷ Devon ở New York.

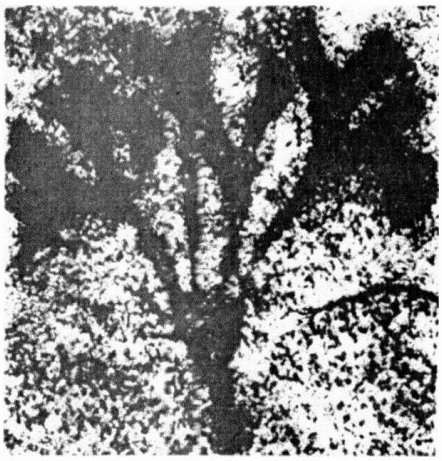
Trong những năm của thập niên 60–80 (thế kỷ XX) tảo hiển vi đã được báo cáo nhiều hơn. Sarjeant (1974) đã tóm tắt kiến thức về *Dinoflagellates* hóa thạch (trang 417). Gray (1960) đã mô tả *Yococcus braunii* Kuetz. và hai loài của *Pediastrum* (H. 20) có ở Miocene giữa của Oregon. Trong khi Evitt (1963A) đã tìm thấy nguyên liệu còn tốt của *Pediastrum* ở cả hạ và thượng Cretaceous. Bradley (1970) đã mô tả hai Vi khuẩn lam *Stigonema anchistina* và *Symploca hedraia* và hai Tảo lục *Schizochlamis haywellensis* và *Spirogyra wyomingia*. Một điều cần lưu ý là giống như tảo Miocene của Gray và Cretaceous của Evitt, của Bradley tương ứng với chi hiện đang tồn tại.



Hình 16: **Hóa thạch Tảo**

(a) Ordovician: *Pterophyton kiaeri* Hoeg;
(b) Mississippian: *Parachaetetes thomasii* Johnson and Konishi *(theo Bold - 1978)*

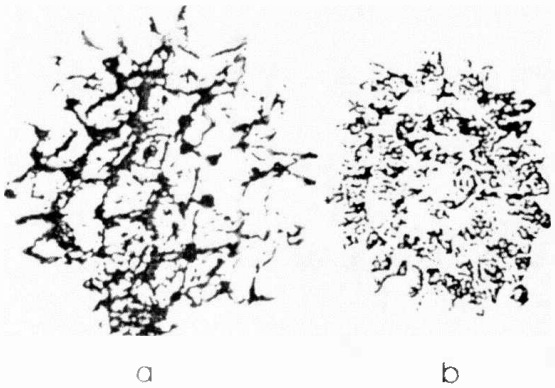
Hình 17: ***Prototaxites southworthii*** **Arnold**
(theo Arnold- 1952)



Hình 18:
Hungerfordia dichotoma **Fry and Banks - Botr**
Một loại tảo giống *Dictyota* ở Devon thượng
(theo Fry và Bank, J. Paleont - 1955)

Những thể còn lại đặc trưng của Chrysophycophyta nào đó, như *Coccolithophorid* rất phong phú ở thời điểm nhất định của Mesozoic, các thể còn lại này trong dạng cấu trúc nhỏ chứa canxi được gọi là coccoliths (H. 21), chúng là những trang trí trên bề mặt tế bào của *Flagellate* và hiện tại chúng phân bố rộng trong lớp trên của các đại dương.

Hình 19: ***Paleoclosterium leptum*** **Baschnagel**
Một *Desmid* ở Devon giữa (theo Baschnagel -1955)



Hình 20: ***Pediastrum*** **ở Miocene**
a) *P.* cf. *boryanum* (Turp.) Menegh.
(b) cf. *duplex*? (theo Gray, J. Paleont - 1960)

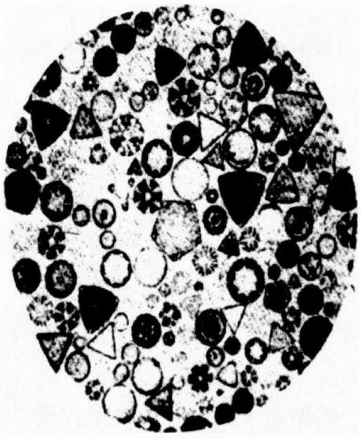
Frustules chứa silic của Tảo silic là bằng chứng cực kỳ phong phú từ kỷ Jura qua Mesozoic vào Cenozoic. Những u lớn đất chứa diatomit là sự lắng đọng của *Frustules* hóa thạch tìm thấy ở Lompoc, California hay ở các vách đá của sông Patuxent ở Maryland. Ở Hungari cũng tìm thấy các hóa thạch của Tảo silic trong trầm tích (H. 22).

a b c

Hình 21: **Coccoliths của Coccolithophoridaceae của Tảo vàng ánh**

(a) *Colvillea barnesae*, (b) *Discoaster lodoensis*, (c) *Braarudosphaera bigelovii* (theo Black - 1971)

Parker và Dawson (1965) đã mô tả 10 chi và 22 loài tảo không chứa canxi từ lắng đọng ở Mioxen của thành phố Los Angeles, những ghi nhận của họ bao gồm 1 tảo lục, 4 chi Tảo nâu và 5 Tảo đỏ, không một loài nào hiện còn sống, một vài trong số chúng được trình bày trong hình 23.



Hình 22: **Hóa thạch Tảo silic biển ở Hungari** *(theo Mann - 1958)*

a b

Hình 23:

a. *Julescraneia grandicornia* Paker and Dawson, một Tảo nâu *Laminariales*;

b. *Chondride flexilis* Paker and Dawson, một Tảo đỏ *Ceramiales*. (theoPaker and Dawson – 1965)

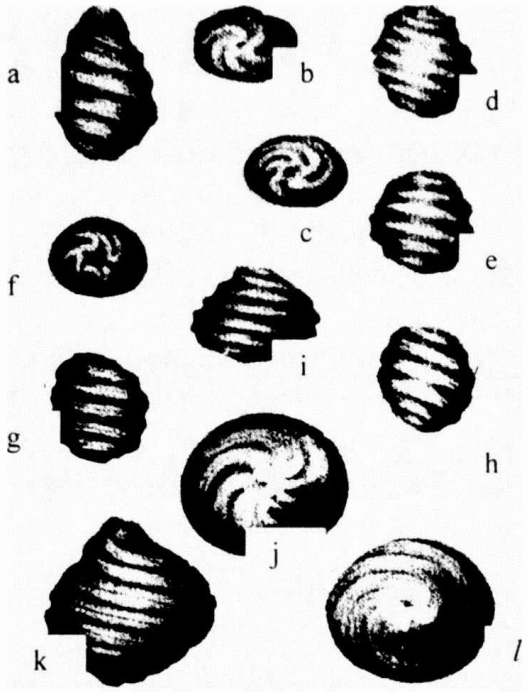
Philip và các cộng sự (1972) đã có thảo luận về vài loài của chi tảo *Protosalvinia* (H.24) ở thượng Devon, thường tản của chúng phân nhánh lưỡng phân và có tứ phân bào tử ở chỗ lõm mỗi đỉnh. Các tác giả coi *Protosalvinia* trước đây có thể có các mối quan hệ với Tảo nâu hoặc Tảo đỏ.

Hình 24: ***Protosalvinia furcata*** **(Dawson) Arnold.** (theo Philips, Miklas-1972)

Cuối cùng, noãn cầu của Tảo vòng xuất hiện tương đối phong phú trong hóa thạch ở Devon và hạ Mississippy (Peck, 1953; Johnson và Konishi, 1956; Peck và Eyer, 1963 và Grambast, 1974). Những mô tả sớm hơn là đã có 5 tế bào bao xung quanh noãn cầu và

một số đã xoắn sang bên phải, không giống ở những cái xuất hiện muộn hơn và Tảo vòng hiện nay là các tế bào xoắn sang bên trái (H. 25).

Qua các hóa thạch cho thấy: vi khuẩn lam xuất hiện trước tảo có nhân.



Hình 25: **Hóa thạch hợp tử của Charophyceae**

(a, e, h, j): *Catillochara moreyi* Peck. Palaeozoic.
(b, c, d, g) *Latochara prolata* Peck and yer. cuối Triassic
(f, i, k, l): *Palaeochara acadica* Bell. Pennsylvanian. x 70.
(theo Peck và Eyer, J. Paleont - 1963)

3.2. Phân loại

3.2.1. Ngành Tảo đỏ - Rhodophycophyta

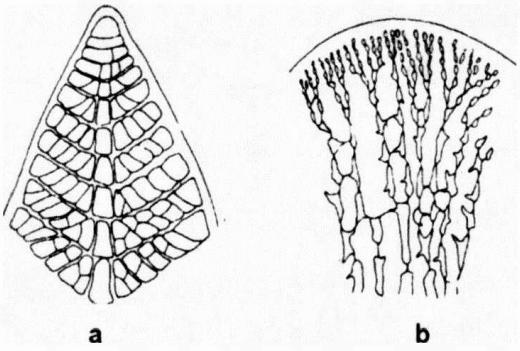
3.2.1.1. Đặc điểm sinh học

Ngành này trên thế giới đã phát hiện được khoảng 5.000 loài, thuộc 400 chi phân vào 9 bộ. Việt Nam đã phát hiện được khoảng 350 loài, thuộc 95 chi của 7 bộ. Tảo đỏ là đơn bào, sống đơn độc hay sống thành tập đoàn dạng sợi đơn giản chỉ gặp ở chi *Porphyridium*. Phần lớn Tảo đỏ là đa bào dạng sợi, đạng lá, dạng khối hoặc dạng cây. Kích thước Tảo đỏ thường là trong khoảng vài đến 50cm, cũng có thể đạt tới độ dài 1m và chiều rộng 2m như ở *Schizymenia borealis* Abbott. tìm thấy ở Puget Sound, Washington (Abbott, 1967). Tảo đỏ sinh trưởng bởi một hoặc một số tế bào ở đỉnh, nếu là một tế bào sinh trưởng thì tạo nên tản một trục, còn nhiều tế bào sinh trưởng sẽ tạo nên tản nhiều trục (H.26). Tảo đỏ bám vào giá thể bằng các cách khác nhau như dạng rễ một tế bào gặp ở nhiều thành viên, đầu rễ loe ra thành bản dạng đĩa nguyên để gắn hoặc phân nhánh thành cái kẹp đơn bào phức tạp. Dạng rễ đa bào cũng có kiểu cái kẹp như ở *Porphyra*, *Nemalion* và *Membranoptera* (H. 27).

Tảo đỏ khác biệt với các ngành Tảo nhân thật khác là hoàn toàn không có giai đoạn chuyển động. Khác biệt với hầu hết các ngành tảo khác là có sắc tố phycobilin gồm hai sắc tố phycoerythrin và phycoxyanin. Hai sắc tố này khác với chlorophyl là có khả năng hòa tan trong nước, chúng liên kết chặt chẽ với một protêin nên còn gọi là phycobiliprotein, chúng có một số đặc tính giống với mật ở động vật. Sắc tố này còn thấy ở Vi khuẩn lam và một số loài của ngành Tảo roi lông (Cryptophycophyta), phycobilin nằm ở mặt ngoài của các bản quang hợp (thylakoid) và có dạng hình cầu với đường kính khoảng 35μm, chúng được gọi là phycobilisomes.

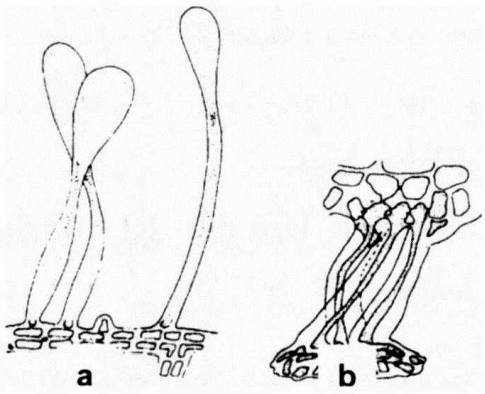
Thường phycoerythrin chiếm ưu thế hơn phycoxyanin và đóng vai trò quyết định màu hồng tới đỏ ở hầu hết các loài, chúng che lấp sự hiện diện của diệp lục a, nhưng chúng chỉ giữ vai trò hấp thụ ánh sáng rồi chuyển cho chlorophyl a thực hiện các phản ứng của quang hợp. Tảo đỏ không có diệp lục b nhưng có diệp lục d, diệp lục d là dạng

sơ khai hoặc là dạng có thay đổi nhẹ của diệp lục a (OhEocha, 1971; Dixon, 1973), chúng được thừa nhận là sắc tố thực thụ và chỉ có ở Tảo đỏ, là thành phần nhỏ và không phải có ở tất cả các loài và không khám phá ra ở Bangiophycidae. Các sắc tố không tập hợp thành thể màu mà chỉ là các bản mỏng tập trung thành đám. Tảo đỏ thường có màu đỏ rực rỡ ở những loài sống ở vùng dưới triều hoặc ở vùng bị che bóng, còn ở vùng triều Tảo đỏ có thể có màu tím, đỏ tía, hơi vàng, đen, vàng và hơi xanh. Ngay trong một loài, theo chiều phân bố thẳng đứng tảo cũng thay đổi màu tùy theo chất lượng ánh sáng tới chúng, thậm chí làm cho những người thu mẫu thiếu kinh nghiệm có thể bị nhầm lẫn. Màu sắc khác nhau của các thành viên của một loài ở Tảo đỏ tùy thuộc vào chất lượng ánh sáng tới chúng có thể không đơn thuần phụ thuộc vào hàm lượng phycoerythrin mà còn phụ thuộc vào cấu trúc của sắc tố này. Như điều tra ở nhiều loài Tảo đỏ và Vi khuẩn lam của Hirose và Kumano (1966); Hirose và các cộng tác (1969) đã tìm ra 5 phycoerythrin khác nhau về quang phổ hút.



Hình 26: **Các mẫu cấu trúc của Tảo đỏ**

a. Phát triển 1 trục ở *Delesseria*. (theo Rosenvinge)
b. Phát triển nhiều trục ở *Chondrus*. (theo Kylin-1923)



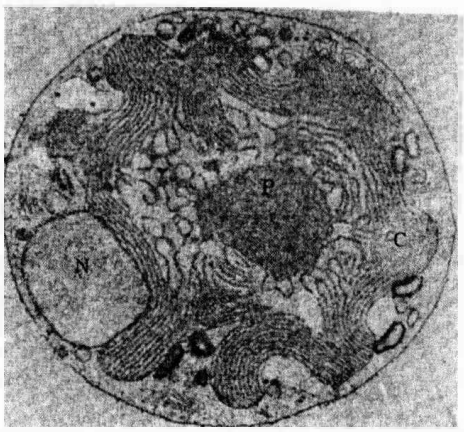
Hình 27: **Bộ phận để bám của Tảo đỏ**

(a) Dạng rễ đơn bào của *Polysiphonia rubrorhiza* Hollenb. (theo Hollenberg)
(b) Bộ phận bám đa bào của *Platysiphonia decumbens* Wynne. (theo Wynne - 1967)

Hầu hết trong cơ quan quang hợp của Tảo đỏ không có hạch tạo bột, trừ một số loài của *Nemalion* (Bangiophycidae) và *Porphyra* (Florideophycidae). Sản phẩm đồng hóa có kiểu phân nhánh tương tự tinh bột hoặc amylopectin của thực vật bậc cao (Meeuse, 1962), xử lý với iôt cho màu vàng hoặc nâu, do vậy tên của chúng là tinh bột Tảo đỏ, chúng khác với tinh bột thường về hình dạng, thường tùy loài mà chúng có hình cầu lõm đáy, hình trứng hẹp, hình bánh bích quy v.v. Ngoài ra còn có các glycozit như trehalose, floridoside, isofloridoside, maltos và sucrose (Craigie, 1974). Các hạt tinh bột Tảo đỏ thường phân bố rải rác trong tế bào chất chứ không nằm trong thể màu (H. 28).

Vách tế bào gồm phần cứng ở bên trong, cấu trúc bởi các sợi vi nhỏ và phần không có hình dạng ở bên ngoài, gồm chất keo hoặc dịch nhớt, lớp ngoài cùng có thể là biểu bì (Hanic và Craigie, 1969). Lớp biểu bì có thể tách khỏi lớp nằm dưới, ở chi *Porphyra* lớp biểu bì là protêin nguyên sinh. Thành phần của các sợi nhỏ ở lớp trong cùng ở hầu hết Tảo đỏ là xenluloza nhưng không có ở *Bangia* và *Porphyra*, mà là xylan, bên ngoài xylan là chất nhầy (Frei và Preston, 1964). Lớp nhầy không có hình dạng luôn là sulphat galactan (Percival và McDowell, 1967; Mackie và Preston, 1974), bao gồm aga, porphyran, furcellaran và carrageenan. Phần có thể hòa tan trong nước của vách tế bào có thể vào khoảng 70% (Dixon, 1973), giá trị thương mại của sản phẩm chiết rút đã

được đề cập trong chương 1. Tương tự tính chất vật lý của alginat, các galactan sulphat này có khả năng hình thành thể keo đặc dưới các điều kiện thích hợp. Sức chứa canxi cacbônat lắng đọng trong vách tế bào Tảo đỏ có thể được biểu lộ ra sự phân chia các nhóm phân loại của ngành, như họ Corallinaceae. Tuy nhiên khi nuôi trong phòng thí nghiệm thì hàm lượng canxi lắng đọng ít hơn ngoài tự nhiên nhiều. Hai chi *Galaxaura* và *Liagora* của Nemalionales cũng có vách tế bào thấm canxi cacbonat tới mức có cấu trúc đá hoặc phấn. Sự có mặt của canxi ở *Liagora* có thể dao động từ mức có vết tới nghèo và phủ một lớp ngoài. Hai dạng kết tinh của canxi cacbonat có trong Tảo đỏ là canxit và aragonit, các tinh thể của chúng khác nhau về hình dạng và các đặc tính vật lý khác.



Hình 28: **Lát cắt tế bào *Porphyridium purpureum* (C) vùng hạch tạo bột trung tâm (P) nhân (N) các hạt tinh bột hình cầu** *(theo Bold - 1978)*

Sinh sản vô tính bằng các mảnh của tản có khả năng tái sinh thành tản mới, khả năng này không phải có ở tất cả các loài, bằng đơn bào tử ở *Bangiales, Nemalionales* và bằng tứ phân bào tử ở hầu hết Tảo đỏ.

Sinh sản hữu tính ở Tảo đỏ là noãn giao, không có giai đoạn chuyển động, giao tử đực gọi là tinh tử, giao tử cái gọi là quả bào (carpogonia) ở Florideophycidae, tuy nhiên ở nhiều thành viên của Bangiophycidae không có sinh sản hữu tính (Dixon, 1973).

Sinh sản hữu tính ở Bangiophycidae thường được xem xét ở *Bangia* và *Porphyra*, xảy ra sự kết hợp của hùng khí không màu nhỏ với tế bào của tản có khác biệt đôi chút, chúng có một phần nhô lên là prototrichogyne, có bề mặt sẵn sàng tiếp nhận. Những báo cáo khác cho thấy khám phá ra một khe hay ống hẹp, giúp sự di cư của tinh tử tới tế bào tản không khác biệt, cấu tạo này đã được giả định là để chống lại sự phá hoại của nấm, vì nấm thường phát hiện có ở *Porphyra* (Kazama và Fuller, 1970). Hợp tử của *Bangia* và *Porphyra* ngay lập tức phân chia tạo ra một số carposporangia, mỗi một carposporangia hình thành một carpospore, carpospore nẩy mầm cho ra pha dạng sợi một hàng tế bào và được gọi là pha "Conchocelis", từ đó phát triển thành một tản độc lập. Trên pha lưỡng bội này hoặc sản sinh đơn bào tử, quay vòng sinh sản vô tính pha "Conchocelis" hoặc sản sinh "Conchospores" lớn hơn, chúng được giải phóng từ cái gọi là những hàng tế bào sinh sản. Những hàng tế bào sinh sản này là nơi phân chia giảm phân của *Porphyra*.

Kiểu sinh sản hữu tính phức tạp hơn nhưng ít tranh cãi hơn là ở các thành viên của Florideophycidae. Các giao tử đực được gọi là tinh tử đã được sản sinh trong những cơ quan sinh sản gọi là tinh tử nang (spermatangium), từ đó chúng được giải phóng bởi cơ chế làm vỡ của vách do sự tiết vật chất ở gốc của tinh tử nang (Scott và Dixon, 1973B). Tinh tử (spermatium) được phóng thích có một lớp mỏng của chất nhầy nhưng không có màng cứng. Sự tái sinh của tinh tử nang xảy ra trong một số Tảo đỏ, đã được chứng tỏ bởi những lớp màng chồng chất bỏ lại từ tinh tử nang thứ cấp. Tinh tử nang luôn được sản sinh phong phú từ những tế bào vỏ đặc biệt (H. 40) hoặc từ những nhánh đặc biệt như ở *Polysiphonia* (H. 64).

Quả bào (Carpogonium) điển hình là một tế bào kéo dài, phình to ở gốc và phần kéo dài còn lại gọi là vòi thụ tinh (trichogyne), trên miệng có thể gắn tinh tử vào (H. 40). Tùy thuộc sự thụ tinh của quả bào với tinh tử, quả bào có thể hoặc trực tiếp hoặc gián tiếp sản sinh pha gọi là thể bào tử quả (carposporophyte). Trực tiếp là quả bào phân cắt ngay, tạo nên một khối các tế bào là thể bào tử quả. Chồi sinh sản (gonimoblast) bản chất là có sự đồng nghĩa với thể bào tử quả. Giai đoạn bào quả (cystocarp) thường chứa mô thể giao tử cái bao quanh thể bào tử quả.

Ở Florideophycidae, thể bào tử quả có thể toàn bộ biến đổi thành các tế bào sinh sản, gọi là các bào tử quả (carpospore). Hoặc thể bào tử quả có thể bao gồm những sợi không sinh sản mang các bào tử quả. Trạng thái này có thể xem như là các sợi gonimoblast mang các bào tử quả. Sự thay đổi đó cũng đã ghi nhận là các bào tử quả có thể đã sản sinh bởi một quá trình liên quan tới giảm phân, với bào tử nang được đặt tên là tứ phân bào tử nang. Tứ phân bào tử nang như vậy đã phát hiện ở một số thành viên của Helminthocladiaceae và Phyllophoraceae.

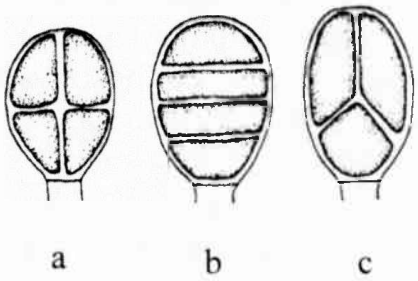
Phổ biến hơn kiểu quả bào sau khi thụ tinh có sự phân chia cho ra thể bào tử quả là kiểu không hình thành thể bào tử quả ngay, nhân lưỡng bội hình thành sau thụ tinh giữa tinh tử và quả bào đã chuyển tới một tế bào khác, từ đó mới sinh ra thể bào tử quả, tế bào này gọi là trợ bào (auxilliary cell).

Quá trình chuyển có thể là sự hòa trộn trực tiếp giữa quả bào và tế bào trợ bào bởi sự gần gũi sinh lý và tiếp xúc; hoặc có thể đã được làm dễ dàng bởi việc cắt ra một tế bào nhỏ từ quả bào, hoạt động như là một trung gian giữa quả bào và tế bào trợ bào; hoặc bằng sợi tiếp xúc dài phát ra từ quả bào đã thụ tinh với việc thực hiện chuyển nhân lưỡng bội tới trợ bào. Sợi này được đặt tên là ống đưa (ooblast), có thể đầu tiên nó tiếp xúc với một tế bào trong nhánh quả bào trước khi đi ra định vị ở một hoặc nhiều tế bào trợ bào. Trong trường hợp này, chiều dài của sợi chạy giữa quả bào và tế bào tiếp xúc đầu tiên trong nhánh quả bào có tên là ống đưa sơ cấp (primary ooblast); độ dài của sợi chạy giữa điểm tiếp xúc đầu tiên đó với một tế bào trợ bào có tên là ống đưa thứ cấp (secondary ooblast).

Theo H. C. Bold và M. J. Nynne (1978), khoảng không liên quan giữa quả bào và trợ bào là không đổi đối với mỗi loài của Florideophycidae, và có lẽ là một chỉ tiêu quan trọng trong việc phân loại các loài tảo này vào các nhóm phân loại riêng biệt.

Trong kiểu chu trình sống điển hình ở Florideophycidae, bào tử quả được giải phóng và nảy mầm thành pha lưỡng bội gọi là thể tứ phân bào tử (tetrasporophyte), khi trưởng thành sản sinh **tứ phân bào tử nang** (tetrasporangia). Tứ phân bào tử nang này là nơi giảm phân, bốn nhân đơn bội đã tạo nên bốn sản phẩm, chúng có tên là **tứ phân bào tử**. Kiểu phân chia của tứ phân bào tử nang có thể sử dụng khá tốt trong phân loại để xác định mối quan hệ họ hàng của các loài tảo này; ba kiểu phân chia cơ bản đã được công nhận: chữ thập (H. 29a), khoanh ngang (H.29b) và khối tứ diện (H.29c). Nhìn chung mỗi tảo chỉ có một kiểu phân chia, nhưng trong một số loài, đặc biệt trong số các thành viên của Nemalionales như *Achrochaetium* và *Pseudogloiophloea*, kiểu phân chia hoàn toàn có thể thay đổi và không được xem là tiêu chuẩn phân loại tin cậy. Từ thảo luận trên có thể đưa ra sơ đồ về chu trình sống của các loài thuộc *Florideophycean* là có ba pha khác nhau: **thể giao tử** (*gametophyt*), **thể bào tử quả** (*carposporophyt*) và **thể tứ phân bào tử** (H.30). Hai trong số ba pha này là thể giao tử và thể tứ phân bào tử độc lập và sống tự do, còn thể bào tử quả thực chất là ký sinh,

gắn và phụ thuộc vào thể giao tử. Nếu thể giao tử và thể tứ phân bào tử giống nhau về hình thái thì tảo đó là **giao thế thế hệ đồng hình** (isomorphic), còn như chúng khác nhau thì tảo đó là **giao thế thế hệ dị hình** (heteromorphic). Có thể lấy những chi cho ví dụ giao thế thế hệ đồng hình là *Polysiphonia, Antithamnion, Callophyllis* và *Chondrus*; những chi cho giao thế thế hệ dị hình là *Nemalion, Pseudogloiophloea, Liagora, Gloiosiphonia* và *Gigartina* (*G. agardhii* S. et G., *G. papillata* (C. Ag.) J. Ag.



Hình 29: **Ba kiểu phân chia của Tứ phân bào tử nang**
(a) chữ thập; (b) khoanh ngang và (c) khối tứ diện
(theo Bold - 1978)

Phần lớn các loài có chu trình sống trải qua ba pha, tứ phân bào tử nang là nơi giảm nhiễm, nhưng một số loài tứ phân bào tử nang là không giảm nhiễm hoặc ít nhất giảm phân không đều đặn. Chu trình sinh sản vô tính ở pha tứ phân bào tử là quay vòng qua tứ phân bào tử không giảm nhiễm đã biết ở những loài nhất định của *Rhodochoton* (West, 1970A), *Antithamnion* (Sundene, 1962), *Heterosiphonia* (West, 1970B), *Palmaria* và *Halosaccion* (Sparling, 1961; Guiry, 1974). Một ví dụ về giảm phân không đều đặn hoặc ngẫu nhiên đã biết ở những loài của *Lithophyllum* thuộc họ Corallinaceae. Ba kiểu khác nhau của bào tử nang là: **tứ phân bào tử bốn nhân, bào tử nang kép bốn nhân** và **bào tử nang kép lưỡng nhân**. Bằng chứng đã chỉ ra có sự giảm phân xảy ra trong hai kiểu đầu nhưng không có ở kiểu thứ ba của bào tử nang. Báo cáo về tứ phân bào tử nang và giao tử nang (carpogonia và spermatangia) sinh ra trên chính một tản là phổ biến (Dixon, 1961; West and Norris, 1966; Edelstein and Mc. Lachlan, 1967B).

Hình 30: **Sơ đồ chu trình sống ba pha của hầu hết Florideophycidae, bao gồm thể giao tử, thể bào tử quả và thể tứ phân bào tử**

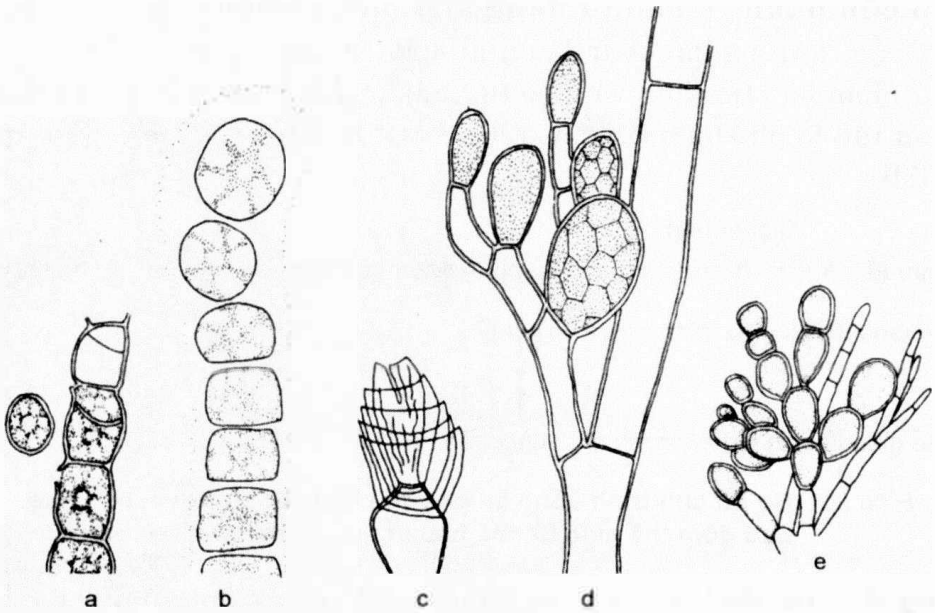
Một dạng cấu trúc sinh sản khác ở Tảo đỏ và là một trong số phổ biến nhất là đơn bào tử. Một **đơn bào tử** là một tế bào sinh sản vô tính, được giải phóng như một tế bào đơn độc từ một tế bào khác biệt hoặc đơn bào tử nang (H.31a) hoặc từ một tế bào không khác biệt (H.31b). Sự sinh sản đơn bào tử của cả hai kiểu là phương thức sinh sản của nhiều loài của Bangiophycidae, và kiểu hình thành bào tử là tiêu chuẩn quan trọng cho phân loại. Đơn bào tử nang đã gặp ở nhiều chi của Nemalionales và có thể chỉ là phương thức sinh sản của một số loài ở *Acrochaetium* hoặc như là biện pháp phụ của sự sinh sản (như ở *Pseudogloiophloea, Pikea* và *Ceramium*). Đơn bào tử luôn được nhuộm màu và lớn hơn tinh tử. Bên trong vách ban đầu của đơn bào tử nang đã giải phóng đơn bào tử, việc sản xuất thêm một đơn bào tử nang có thể xảy ra, bằng chứng của kiểu này

là những vách còn được giữ lại (H. 31c) của các đơn bào tử nang đã hình thành kế tiếp nhau (Boney, 1967A).

Bào tử nang kép phân bố hơi hẹp, nhưng có ở nhiều Corallinaceae. Chúng có thể chỉ là kiểu của bào tử nang hoặc xen kẽ với tứ phân bào tử nang. Trong hầu hết trường hợp được xem là tương đồng với tứ phân bào tử nang do có hai nhân trong tế bào của bào tử nang kép.

Trường hợp ở polysporangia và parasporangia có hơi lộn xộn. Cả hai kiểu bào tử nang chứa nhiều hơn bốn bào tử. Kiểu polysporangia đã được xem là trong giới hạn (Dixon, 1973) bào tử nang tương đồng tứ phân bào tử nang, còn kiểu parasporangia đã thừa nhận thuộc bào tử nang không tương đồng với tứ phân bào tử nang, do vậy giảm phân không xảy ra bên trong chúng. Polysporangia (H.31d) có ở *Pleonosporium* và *Spermothamnion* của Ceramiaceae và một số loài của Champiaceae; parasporangia có ở một số loài của *Ceramium* và ở *Plumaria elegans* (Bonnem) Schm.; cả hai loại có thấy ở Ceramiaceae.

Một kiểu hơi đặc biệt của sinh sản là sự hình thành hàng loạt bào tử hoặc seirospores đã được phát hiện ở *Seirospora* của *Ceramiaceae* (H.31e). Việc chuyển trực tiếp của các tế bào dinh dưỡng thành những chuỗi seirosporangia, chúng giải phóng ra từng cái một là seirospor (Dixon, 1971A). Một kiểu đặc biệt khác của sinh sản là sự hình thành cơ quan sinh sản vô tính đa bào gọi là gemmae có ở Tảo đỏ nước ngọt *Hildenbrandia rivularis* (Liebm.) J. Ag. (Nichols, 1965).



Hình 31: **Các kiểu hình thành bào tử**

(a) *Erythrotrichia carnea* (Dillw.) J. Ag. Một tế bào khác biệt hoặc đơn bào tử nang, chịu sự phân chia tế bào không đều, tế bào nhỏ hơn đã giải phóng như là đơn bào tử. b) *Goniotrichum elegans* (Chauvin) Zana. Các đơn bào tử đã hình thành bởi sự chuyển trực tiếp của các tế bào dinh dưỡng. (c) *Achrochaetium virgatulum* (Harv.) J. Ag. Bằng chứng của sự tái sinh của bào tử nang bởi các vách đã được giữ lại. (d) *Tiffaniella snyderae* (Farlow) Abbott. Polysporangia. (e) *Seirospora seirosperma* (Harv.) Dixon. Seirosporangia.

(Từ Bold - 1978: *a, e theo Taylor; b, d theo Smith; c theo Boney).*

3.2.1.2. Phân loại

Tảo đỏ gồm hai lớp Bangiophyceae và Florideophyceae, cũng có tác giả để một lớp với hai dưới lớp. Lớp thứ nhất thường có kích thước nhỏ hơn, kém tiến hóa hơn và có tỷ lệ các thành viên sống trong nước ngọt nhiều hơn. Lớp thứ hai rất hiếm loài sống trong nước ngọt, hầu hết ở bộ Nemalionales là bộ nguyên thủy của lớp.

Hai lớp này có sự khác biệt rõ rệt bởi các đặc điểm sau:

a. Lớp Bangiophyceae

1. Các tế bào luôn đơn nhân.
2. Một bản thể màu hình sao đơn độc, chiếm vị trí trục là kiểu sắp xếp (có vài ngoại lệ được biết như *Goniotrichopsis* và *Rhodospora* với nhiều thể màu nhỏ trong một tế bào).
3. Sự phân chia của các tế bào ở giữa là đặc điểm chung (*Rhodochaete* là một ngoại lệ, có sinh trưởng ở đỉnh).
4. Có cả dạng đơn bào và đa bào.
5. Chỗ tiếp xúc hầu như hoàn toàn không có (pha "Conchocelis" ở *Porphyra* là một ngoại lệ).
6. Sinh sản hữu tính thường không có; có thể có ở một số loài của *Porphyra* và có thể ở *Bangia* nhưng vẫn còn nhiều tranh cãi.

b. Lớp Florideophyceae

1. Các tế bào nhiều nhân ở hầu hết các loài, trừ tế bào đỉnh và tế bào sinh sản.
2. Có vài tới nhiều thể màu nhỏ hình đĩa định vị ở vùng ngoại biên tế bào là kiểu phổ biến nhất; thể màu hình sao đơn độc có ở một số Nemalionales. Một số trường hợp thể màu đơn độc lúc ban đầu trở thành phân mảnh khi tế bào lớn lên và già.
3. Tế bào đỉnh phân chia là phổ biến nhất (phân chia ở giữa có thể gặp ở Corallinaceae và một số Delesseriaceae).
4. Chỉ có dạng đa bào.
5. Có điểm tiếp xúc lồi lên.
6. Sinh sản hữu tính phổ biến, tuy nhiên các kiểu sinh sản vô tính phụ thêm cũng thấy có.

BẢNG PHÂN LOẠI CÁC BỘ

1. Điểm tiếp xúc luôn vắng, tế bào phân chia ở giữa (trừ *Rhodochaete*); sinh sản hữu tính hầu như vắng nhưng khi có gồm tinh tử và các tế bào tản sửa đổi một chút, chúng phân chia trực tiếp tạo bào tử quả.....2
1. Điểm tiếp xúc lồi lên, tế bào phân chia ở đỉnh; sinh sản hữu tính luôn phát triển tốt, gồm tinh tử và các tế bào cái đặc biệt.....6
2. Các dạng đơn bào đơn độc, đôi khi hình thành những tập hợp lỏng lẻo hoặc các tập đoàn..... Orphyridiales
2. Các dạng đa bào (sợi, đĩa, ống hoặc bản mỏng).....3

3. Tản dạng sợi, một hàng tế bào, phân nhánh, sinh trưởng ở đỉnh ..... Rhodochaetales

3. Tản dạng sợi hoặc khác, sinh trưởng bởi sự phân chia ở giữa.....4

4. Tản dạng sợi, trở thành nhu mô (các tế bào ở giữa lớn hơn được bao bọc bởi một hay nhiều lớp của các tế bào vỏ nhỏ)..... Compsopogonales

4. Tản dạng sợi hoặc khác; nếu trở thành nhu mô thì không phải như trên 5

5. Tản dạng sợi phân nhánh hoặc không phân nhánh, chỉ có sinh sản vô tính bằng đơn bào tử, không bao hàm phân chia tế bào đặc biệt, không có sinh sản hữu tính..... Goniotrichales

5. Tản dạng sợi, dạng đĩa, dạng bản, dạng túi hoặc dạng nhu mô; sinh sản vô tính bằng đơn bào tử, sản sinh từ sợi nhánh hẹp, đã nhận từ các tế bào dinh dưỡng, nó tạo nên kiểu mắt lưới trong khối tế bào giữa bao quanh các tế bào dinh dưỡng (Boldiaceae) hoặc từ toàn bộ các tế bào tản (Bangiaceae) hoặc bởi sự chia không đều của một tế bào tản (Erythropeltidaceae); sinh sản hữu tính có ở một số chi..... Bangiales

6. Thể bào tử quả phát triển trực tiếp từ quả bào đã thụ tinh hoặc từ tế bào ở ngay dưới (tế bào đối diện quả bào) hoặc gián tiếp từ tế bào do hòa trộn của quả bào và tế bào ngay dưới của nó..... Nemalionales

6. Thể bào tử quả không phát triển từ quả bào nhưng từ một tế bào sinh ra trợ bào không phải tế bào hypogynous).....7

7. Tế bào sinh ra trợ bào chỉ được sản sinh sau thụ tinh; sản sinh từ tế bào phụ..... Ceramiales

7. Tế bào sinh ra trợ bào hiện có (tuy nhiên không cần thiết thừa nhận) trước sự thụ tinh.....8

8. Tế bào sinh ra trợ bào là một tế bào dinh dưỡng ở giữa, một phần của sợi dinh dưỡng bình thường..... Gigartinales

8. Tế bào sinh ra trợ bào không phải là một tế bào dinh dưỡng ở giữa 9

9. Tế bào sinh ra trợ bào xuất hiện trên sợi phụ (không dinh dưỡng) hoặc sinh ra trên tế bào phụ (procarpial) của nhánh quả bào hoặc cách biệt nhánh quả bào (nonprocarpial)..... Cryptonemiales

9. Tế bào sinh ra trợ bào là tế bào chót của một sợi hai tế bào sinh ra trên tế bào phụ của nhánh quả bào (luôn là procarpial)..... Rhodymeniales

LỚP 1. BANGIOPHYCEAE

Lớp có một số bộ, ở đây ta chỉ xem xét hai bộ:

BỘ 1. PORPHYRIDIALES

Bộ này bao gồm các tảo đơn bào của Tảo đỏ, có tám chi, chúng có thể tìm thấy các tế bào đơn độc cùng nhau tạo khối trong tập đoàn không cố định trong chất nhầy. Một trong những phân biệt chung (Kylin, 1956) là hình dạng của thể màu, kiểu hình sao là

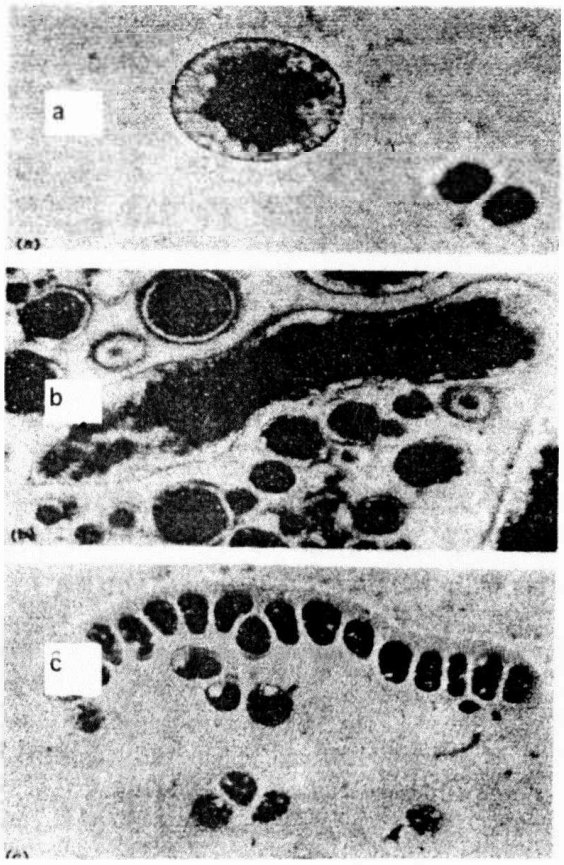
phổ biến nhất (H.28) (*Porphyridium, Chroothece* và *Rhodella*), thể màu hình đĩa có ở *Rhodospora* và hình chén với 3 tới 7 thùy bao quanh một hạch tạo bột lớn có ở *Rhodosorus* (H.32). Vận động kiểu trượt hoặc amíp là có thể trong những tảo đơn bào như ở *Petrovanella* và *Porphyridium* (Pringsheim, 1968B; Lin và cộng sự, 1975).

Hình 32: ***Rhodosorus marinus*** **Geitler Các thùy thể màu và hạch tạo bộ trung tâm nổi lên** (theo Bold - 1978)

Các tế bào có thể có kiểu amíp rõ rệt và lớn hơn các tế bào khác trong quần thể (H.33b). Vài tế bào có thể được đưa lên cùng nhau trong khả năng theo ánh sáng (H.33c). Siêu cấu trúc của các tế bào vận động như vậy đã được chỉ ra là phân cực hình thái (Lin và cộng sự, 1975), một sợi bọng lớn nằm ở đầu sau và kết hợp với nhau tạo một vệt nhầy. *Porphyridium* là thành viên được thu thập phổ biến.

Đề nghị của Feldman và Dixon xếp bộ này vào bộ dạng sợi *Goniotrichales* trên cơ sở của sự giống nhau của chi đơn bào *Chroothece* với các giai đoạn của chi hình sợi *Asterocytis* vì chi này phân tán thành đơn bào khi sinh trưởng ở điều kiện độ muối thấp (Lewin và Robertson, 1971). Sau đó đã thừa nhận Bangiophyceae đơn bào là một bộ tách biệt.

Chi *Porphyridium* Naeg., (H.28). Chi này có nơi sống rất đa dạng: nước ngọt, nước lợ, nước mặn và bề mặt đất ẩm. Mỗi tế bào có một thể màu hình sao đơn độc (H.33a) với vùng hạch tạo bột trung tâm trong thể màu.



Hình 33:

a. *Porphyridium sordium* Geitler thể màu hình sao lớn,
b. *P. purpureum* (Bory) Drew and Ross tế bào amíp lớn bao quanh bởi các tế bào dinh dưỡng hình cầu,
c. *P. urpureum* một nhóm tế bào chuyển theo ánh sáng. (Từ Bold – 1978)

Các tế bào *Porphyridium* thực chất là không có màng, bộ xương và các sợi nhỏ là không có. Chất nhầy không có hình dạng thường xuyên tiết từ tế bào, hình thành vỏ bao quanh tế bào. Nguyên liệu này là một polysaccarit có nhiều sunphat hòa tan trong nước, được sản sinh với số lượng nhiều trong suốt một pha cố định của sinh trưởng. Chúng hòa tan và chuyển ra xa từ tế bào vào môi trường xung quanh, và luôn được làm đầy ở bề mặt tế bào bởi một qúa trình dàn xếp hình lưới (Ramus và Groves, 1972).

Trong phân loại, màu tảo chỉ có giá trị trong phân biệt chi. *P. purpureum* (Bory) Drew et Ross, *P. cruentum* (S.F. Gray) Naeg là một ví dụ về dựa vào màu sắc đã để một loài thành hai loài.

BỘ 2. BANGIALES

Đây là bộ lớn nhất của lớp, có ba họ khác nhau bởi các đặc điểm sau:

Erythropeltidaceae: hình thành đơn bào tử bởi một màng cong xuống, cắt ra một tế bào nhỏ đơn độc từ tế bào bố mẹ lớn; cơ quan bám là đệm nhỏ, không có dạng rễ.

Boldiaceae: hình thành đơn bào tử thành dãy, các sợi phân nhánh tạo nên một mạng lưới trong khối gian bào bên ngoài và trong những nhóm của các tế bào dinh dưỡng, đó là nơi các sợi bắt đầu.

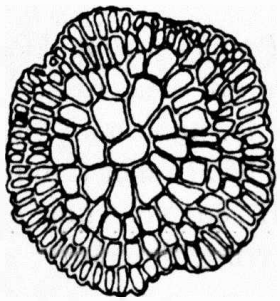
Bangiaceae: đơn bào tử hình thành từ những tế bào dinh dưỡng toàn vẹn, không bao giờ có sự phân chia không đều của tế bào gốc; cơ quan bám dạng rễ.

HỌ 1. ERYTHROPELTIDACEAE

Hình dạng các chi có trong họ là rất khác nhau: sợi bò, trở thành dạng đĩa hoặc dạng đệm nhiều lớp (*Erythrocladia*); dạng sợi vươn lên (phân nhánh hoặc không, một hàng hay nhiều hàng tế bào), gắn bởi một tế bào đơn độc hay bằng dạng đĩa nhiều tế bào (*Erythrotrichia*) hoặc dạng lá mọc ra từ gốc giống đệm (*Smithora*). Chi có dạng lá khác như *Porphyropsis, Monostroma*.

Chi Erythrocladia Rosenv. Là những bì sinh nhỏ trên các cỏ biển lớn nhưng không dễ thấy. Tản bao gồm các sợi bò tỏa ra phía ngoài từ một điểm của bào tử ban đầu nảy mầm hình thành nên dạng đĩa chặt chẽ (H. 34) hoặc dạng mạng lỏng lẻo hơn. Đơn bào tử hình thành từ các tế bào già hơn là bởi các tế bào ở mép, nơi sinh trưởng đang xảy ra (Heerebout, 1968). Khi nghiên cứu nuôi trồng *E. subintegra* Rosenv. Nichols và Lissant đã thấy khả năng của đơn bào tử trải qua pha vận động amip trước khi định cư.

Chi Erythrotrichia Aresch. Hình thái các loài của chi là khá khác nhau, một số là một hàng, số khác là nhiều hàng tế bào, một số là đơn giản, số khác là phân nhánh. Thường là một hệ sợi đứng, vươn lên từ một đĩa gốc hoặc tế bào đơn độc của cơ quan bám. Thể màu hình sao ở trung tâm tương phản với ở vách, một kiểu hình bản có ở *Erythrocladia*. Các đơn bào tử được cắt ra bởi sự phân chia không đều của tế bào bố mẹ (H.29a). Sinh sản hữu tính bởi sự kết hợp của hai tế bào kề nhau trong tản đã được Heerebout báo cáo, theo ông pha "Conchocelis" đột nhiên xảy ra trong nuôi trồng *Erythrotrichia*, giống như ở *Bangia* và *Porphyra*.



Hình 34: **Erythrocladia subintegra Rosenv, nhìn từ bề mặt đĩa**
(theo G. M. Smith – 1944)

Chi Smithora Hollenb. Có đặc trưng về sắc tố và phương thức sinh sản. Cái gọi là túi bào tử tạm thời được sản sinh dọc theo các mép. Những chỗ đó khác với vùng khác của tản, từ đó các khối đơn bào tử được giải phóng. Sự khác nhau và sự giải phóng của những bào tử này đã được nghiên cứu bằng kính hiển vi điện tử (Bride và Cole, 1971). Túi bào tử dễ dàng tách ra và trôi đi. Kém phổ biến hơn là sự sản sinh các túi tinh lộ ra, do cắt ra đơn độc từ các tế bào lớn hơn trong những phần của bản tản. Sinh sản hữu tính tuy còn nghi ngờ nhưng một pha "Conchocelis" tương tự như ở Bangiaceae đã khám phá ra trong nuôi cấy (Richardson và Dixon, 1969).

Thể màu là các lamen quang hợp kết hợp cục bộ thành những đống, không thấy ở thể màu của các tảo đỏ khác. Sự kết hợp này là còn nguyên thủy.

Heerebout đã loại chi này khỏi họ Erythropeltidaceae vì nó qúa khác với các chi khác trong họ, nhưng ông đã không chỉ ra được vị trí mà chúng cần chuyển tới. Gốc giống đệm của chúng được duy trì và có khả năng tái sinh, thiếu dạng rễ và thực tế chúng giống với Erythropeltidaceae nhiều hơn là với Bangiaceae (Hollenberg).

HỌ 2. BOLDIACEAE

Họ chỉ có một chi nước ngọt duy nhất là *Boldia*, phân biệt về cả túi phồng của chúng hoặc dạng ống và cả kiểu sản xuất đơn bào tử. Không có bằng chứng về sinh sản hữu tính và giảm nhiễm ở họ này.

Chi Boldia Herndon, đơn bào tử nảy mầm cho ra bản một lớp tế bào, sinh trưởng hình đĩa giống *Erythrocladia*, bằng một loạt phân chia u lồi và bao quanh, đã phát triển một ụ tế bào giống cái đệm. Lớp ngoài của các tế bào chịu phân chia cho ra một phần hình túi rỗng ở kết thúc ngoại biên. Phần gốc giữ chức năng như vùng gắn nhờ sự hình thành rễ của các tế bào trong phần này. Tản có thể đạt 20cm chiều cao.

Kiểu sản sinh đơn bào tử khác biệt do cắt ra ở lớp mặt từ những sợi nhánh một hàng tế bào chạy qua khối gelatin của túi, phát triển từ các tế bào dinh dưỡng tạo một lớp đệm như các túi. Thể màu có các thùy không đều giống xương sườn, không có hạch tạo bột, nằm ở ngoại vi tế bào. Chi này thấy ở các suối miền Đông nước Mỹ.

HỌ 3. BANGIACEAE

Họ này có ba chi (*Bangia, Porphyra* và *Porphyrella*), khác với họ Erythropeltidaceae là bào tử hình thành do các vách liên tục đi xuống, nhiều hoặc ít ở các góc phải của sự phân chia trước. Tế bào đầu tiên chịu qúa trình này không tăng đáng kể về kích thước. Do đó đã tạo nên kiểu hình thành bào tử 3, kết quả tạo hai loại kích thước. Loại một bao gồm các bào tử kích thước tương đối to, có 4, 8 hay 16 trong một túi (H. 39d, f), tùy thuộc loài có thể chứa nhiều bào tử nhỏ không màu là 16, 32, 64, 128 hoặc 256 bào tử trong một túi (H. 39e, f).

Đã có sự tranh luận lâu dài về quan hệ giữa *Bangia* và *Porphyra*, cũng như về các pha "Conchocelis". Hiện đã thừa nhận rằng một số loài của *Porphyra* khác biệt về mức độ nhiễm sắc thể giữa giai đoạn bản và "Conchocelis" (bản là đơn bội và bào tử quả, giai đoạn "Conchocelis" là lưỡng bội). Sự kết hợp nhân đực và cái trong bào quả và sự sản sinh bào tử quả không qua giảm nhiễm đã được khám phá (Yabu, 1969B) ở *P. tenera* Kjellm. Giảm phân xảy ra trong qúa trình sản sinh những hàng tế bào sinh sản, hoặc conchosporangia trong giai đoạn "Conchocelis"(H. 38b), chứng tỏ các conchospor lớn đã giải phóng từ những hàng tế bào sinh sản này là đơn bội, nảy mầm thành giai đoạn bản; những đơn bào tử nhỏ hơn đã sản sinh bởi dạng sợi là trên một phương diện khác, lưỡng bội, lặp lại giai đoạn "Conchocelis".

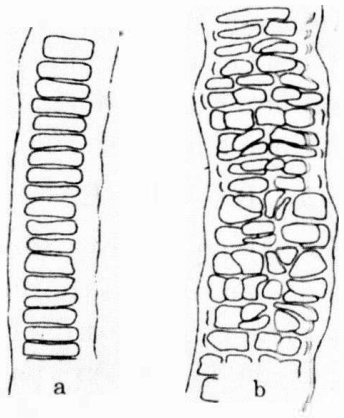
Đúng là một số loài không có sinh sản hữu tính, thậm chí trong chu trình sống của chúng có cả các giai đoạn bản và "Conchocelis". Trong số 8 loài mà Cole và Conway đã kiểm tra cho thấy sáu loài có giai đoạn "Conchocelis" đơn bội và chỉ có hai loài có giai đoạn "Conchocelis" lưỡng bội. Hơn nữa không phải tất cả các loài của *Porphyra* có giai đoạn sợi xen kẽ này; trong tổng số 15 loài đã kiểm tra của Cole và Conway (1974) thì 13 loài có sản sinh giai đoạn "Conchocelis", hai loài khác sản sinh trực tiếp bởi các đơn bào tử. Nhìn chung những hàng tế bào sinh sản (H. 38b) của giai đoạn "Conchocelis" tạo ra

trong những ngày ngắn và các conchospore đã được giải phóng nảy mầm thành tản lớn của *Porphyra* và *Bangia*. Sự cảm quang của việc sản xuất các nang conchospore ở *Porphyra*, lần đầu tiên đã được Kurogi chú ý vào năm 1959, sau đó (1967) đã được Dring và Rentschler xác nhận. Ngày dài tới hạn cho sự sản sinh các conchospore ở *Porphyra* là 10 giờ; các giai đoạn chiếu sáng dài hơn của ngày đã ngăn chặn sự hình thành chúng.

Ở *Bangia* cũng thấy hiện tượng tương tự, khi chiếu sáng liên tục 12 giờ trong một ngày đêm sẽ gây nên sự giải phóng bào tử quả và nảy mầm thành giai đoạn Conchocelis".

Cơ chế cảm quang cũng thấy ở *Porphyra miniata* (C.Ag.) C. Ag. do Chen và các cộng sự (1970) khám phá ra bào tử quả của nó nảy mầm thành giai đoạn sợi, nó xảy ra cả năm và có thể truyền giống không rõ ràng bằng các đơn bào tử. Các hàng tế bào sinh sản đã hình thành liên quan tới nhiệt độ cao hơn, ánh sáng cường độ thấp và dưới thời gian chiếu sáng dài (10-16 giờ chiếu sáng một ngày đêm). Thậm chí giới hạn giải phóng các conchospore đòi hỏi nhiệt độ thấp là 5°C.

Chi Bangia Lyngb. Tản dạng chỉ, hình trụ không phân nhánh với các tế bào ẩn trong sợi dạng gelatin. Lúc đầu các sợi là một hàng tế bào và trở thành nhiều hàng khi già (H.35) giống như mô về cấu trúc. Mỗi tế bào chứa một thể màu hình sao lớn với một hạch tạo bột trung tâm. *B. fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. sống trên đá hoặc vật ẩn nhập ở vùng triều. *B. atropurpurea* (Roth) C. Ag. sống ở nước ngọt, nhưng theo Geesink (1973) có thể hai loài này là một do hình thái giống nhau còn môi trường sống có thể là do thích nghi.



Hình 35: ***Bangia fuscopurpurea*** **(Dillw.) Lyngb**
(a) trục một hàng, (b) trục nhiều hàng
(Theo Bold - 1978)

Theo Richardson thì giai đoạn sáng có thể điều chỉnh thay đổi *Bangia* thành giai đoạn "Conchocelis", nhưng các bằng chứng của Sommerfel và Nichols thì kiểu sản sinh bào tử bởi các pha ở *Bangia* chủ yếu phụ thuộc vào nhiệt độ. Ở nhiệt độ cao chỉ sản sinh đơn bào tử, trong khi ở nhiệt độ thấp hơn (9°C) cả đơn bào tử và bào tử quả được sản sinh. Ở nhiệt độ thấp thời gian chiếu sáng đã giữ vai trò trong phát sinh bào tử. Ngày dài phát sinh các bào tử quả (phát triển trong giai đoạn "Conchocelis") và ngày ngắn phát sinh đơn bào tử (phát triển trong giai đoạn *Bangia*).

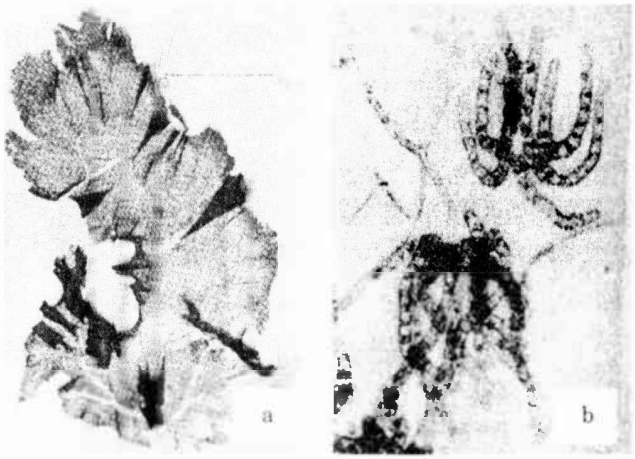
Chi Porphyra C. Ag., (H.37). Chi này có thể thu thập được trên đá ven bờ từ vùng cực tới các biển nhiệt đới. Hầu hết các loài phân bố ở vùng triều, một số phân bố ở vùng dưới triều. Các bản có thể đạt tới 75cm (H.36) ở một số loài, và cả bì sinh hoặc trên đá. Gốc của các bản gắn vào cơ chất bởi nhiều tế bào dạng rễ. Chi được chia làm ba nhóm nhỏ dựa trên độ dày của bản và số lượng thể màu:

- Các loài có các bản là một lớp tế bào với một thể màu trong mỗi tế bào (H.37a),
- Các loài có các bản là một lớp tế bào với hai thể màu trong mỗi tế bào (H.37b),
- Các loài với các bản distromatic với một thể màu trong mỗi tế bào (H.37c).

Ngoài ra, cũng có thể dựa trên sự phân bố của các tế bào sinh sản: cùng gốc, khác gốc hoặc kết hợp của những bản cùng gốc và khác gốc trong quần thể. Có thể xem sự phân chia của các tế bào sinh sản cái và đực qua quan sát bề mặt bản hoặc lát cắt ngang bản (H.37f,d,e).

LỚP 2. FLORIDEOPHYCEAE

Bao gồm những Tảo đỏ có hai pha trong chu trình sống. Hầu hết tản có dạng trụ phân nhánh, dạng bản phân nhánh hay dạng cây. Lớp gồm có 9 bộ.



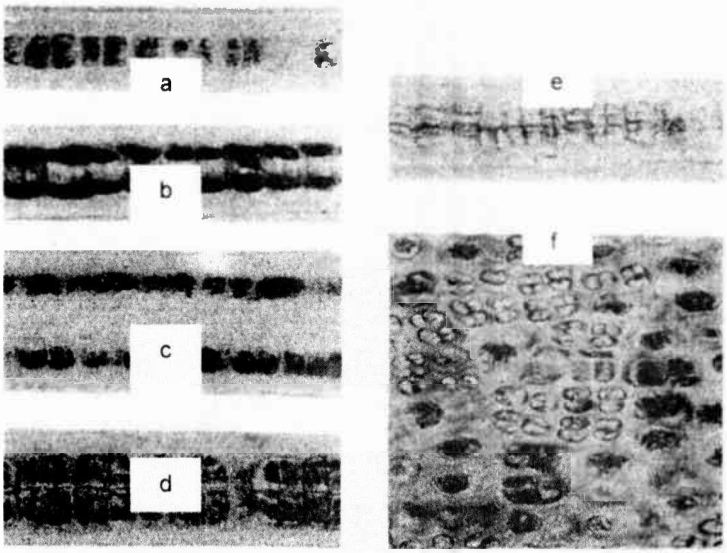
Hình 36:

Porphyra kanakaensis **Mumford.**

(a) Tản nhiều bản của loài cùng gốc.

(b) Giai đoạn "Conchocelis" mang các nhánh Conchosporangial.

(từ Bold, 1978, theo Dr. Thomas F. Mumford)



Hình 37: ***Porphyra*** **sp.**

(a) *P. abbottae* Krishnam., lát cắt bản một lớp tế bào với một thể màu trong tế bào (theo T. F. Mumford)

(b) *P. kanakaensis*, lát cắt bản một lớp tế bào với hai thể màu trong tế bào

(c) *P. schizophylla* Hollenb., lát cắt bản hai lớp tế bào với một thể màu trong tế bào

(d) *P. brumalis* Mumford., lát cắt bản mang các gói bào tử quả

(e) *P. brumalis*, lát cắt bản mang các gói của các túi tinh tử

(f) *P. miniata* (C. Ag) C. Ag. bề mặt bản mang các gói của các bào tử quả và túi tinh tử lẫn với các tế bào dinh dưỡng

(Từ Bold, 1978: b, d, e theo Mumford; c, f theo Conway, Mumford và Scagel)

BỘ 1. NEMALIONALES

Có lẽ không có bộ nào khác của Tảo đỏ đã được xem là làm thay đổi mạnh hiểu biết của chúng ta về chu trình sống của chúng như Nemalionales. Nghiên cứu chu trình sống ở nhiều chi của bộ này đã giải thích một cách kinh điển về chu trình sống đơn bội là kiểu loại bỏ. Hiện đã thừa nhận không có chu trình sống đơn độc có thể ứng dụng trong bộ này và là một hình ảnh mở rộng của chu trình sống đã gặp. Một số những vấn đề này sẽ được trình bày trong thảo luận của chi đặc biệt.

Một số tác giả đã tách một số họ của bộ này thành bộ riêng biệt như họ Bonnemaisoniaceae thành bộ riêng do có chu trình sống dị hình (Feldmann và Feldmann, 1942), quan điểm này cũng đã được Chihara và Yoshizaki ủng hộ (1972B). Tương tự họ Gelidiaceae cũng được tách thành bộ riêng nhưng lý do tách không rõ ràng (Dixon, 1973).

Có sự nhất trí chung về những họ đặc biệt trong bộ Nemalionales là đã được mô tả rõ ràng, nhưng toàn bộ là không cùng nguồn gốc. Điểm phân chia là thiếu tế bào phụ. Tiếp theo sự thụ tinh thể bào tử quả đã phát triển hoặc trực tiếp từ quả bào như ở *Acrochaetium, Nemalion* và *Bonnemaisonia* hoặc từ tế bào ở ngay dưới quả bào như ở *Pseudogloiophloea* hoặc từ một số tế bào khác như ở *Gelidium*. Hình thái đa dạng từ một hàng nhỏ, sợi phân nhánh tới khối, dạng nhiều trục đều thấy có ở trong bộ này. Sau đây là khóa xác định 7 họ của bộ.

1. Phát triển đơn trục.....2
1. Phát triển đa trục.....5
   2. Tản kiểu một hàng phân nhánh, không có vỏ.....Acrochaetiaceae
   2. Thân chính phủ lớp vỏ lỏng lẻo hay chắc.....3
3. Vỏ lỏng lẻo kiên định, sống ở nước ngọt.....Batrachospermaceae
3. Vỏ chắc tới cứng kiên định, sống ở biển.....4
   4. Các chồi sinh sản (cystocarp) đã bao quanh bởi vỏ quả xác định; chu trình sống thường bao gồm các pha không giống nhau.....Bonnemaisoniaceae
   4. Các chồi sinh sản không bao quanh bởi vỏ quả xác định nhưng được ôm trong các trục; chu trình sống bao gồm các pha tương tự.....Gelidiaceae
5. Chồi sinh sản bao quanh bởi vỏ quả xác định với một miệng nhỏ.....Chaetangiaceae
5. Chồi sinh sản không bao bởi vỏ quả nhưng xuất hiện ở giữa các sợi vỏ..... 6
   6. Nhánh quả bào với số tế bào thay đổi, thẳng, sửa chữa rõ so với sợi vỏ.....Nemalionaceae
   6. Nhánh quả bào với số tế bào cố định, phụ thuộc tự nhiên.....Helminthocladiaceae

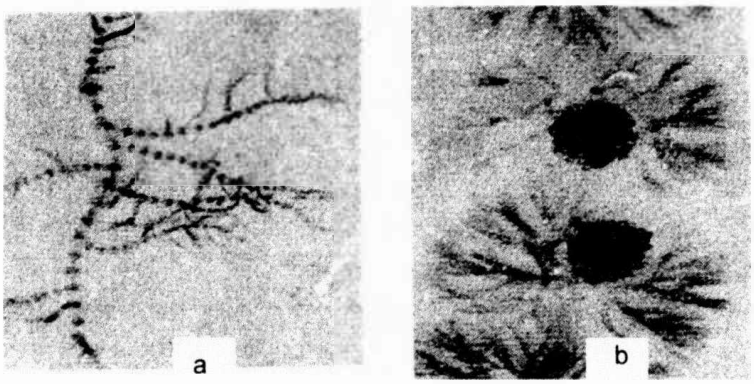
HỌ 1. BATRACHOSPERMACEAE

Họ này có vài chi sống ở nước ngọt, đặc trưng bởi cấu trúc đơn trục với các sợi vỏ vươn ra từ sợi trung tâm. Các sợi vỏ phân nhánh phong phú nhưng tập hợp lỏng lẻo. Các bào tử quả sinh ra ở đỉnh trên những sợi chồi sinh sản.

Chi Batrachospermum Roth,. Tản mềm, nhầy, trục phân nhánh với chuỗi hạt xuất hiện (H. 38a) với màu có thể là xanh lam, ôliu, tím hoặc xám. Chúng tuyệt đối

sống ở nước ngọt, bám trên đá trong các suối nước lạnh, chảy hoặc trong các ao, giếng nước ở miền núi có nước sạch và lạnh. Phân bố toàn cầu.

Một loạt các mảnh cắt ra từ tế bào đỉnh (H. 39a), và mỗi mảnh sản sinh bốn u lồi bên, cắt ra như là các tế bào quanh tâm. Các tế bào trục không phân chia nữa nhưng tiếp tục kéo dài và tăng chiều rộng cho xa đỉnh. Mỗi tế bào quanh tâm sản sinh các nhánh bên, lặp lại phân nhánh nhưng sinh trưởng giới hạn. Cơ quan sinh sản của các nhánh xác định ở những điểm của các tế bào trục tạo nên chuỗi đặc trưng (H. 38a).

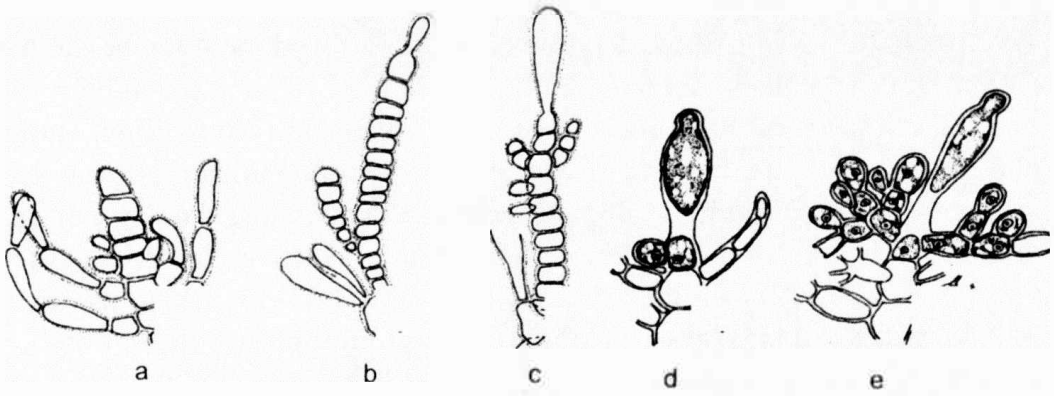


Hình 38: ***Batrachospermum***

(a) Hình thái tản sinh dưỡng

(b) Thể bào tử quả kết lại trong các búi điểm nút (theo Bold - 1978)

Đồng thời cũng từ tế bào thấp nhất của nhánh phân chia kéo dài ra thành các sợi vỏ hướng xuống dưới. Các sợi vỏ phân nhánh nhiều nhưng thiếu liên kết chặt chẽ. Các nhánh quả bào hình thành từ một tế bào của nhánh bên sinh trưởng ngắn hoặc ở các loài khác nhánh quả bào tương đương như nhánh bên nhưng khác là sinh trưởng không giới hạn, có khi chiều dài tới trên chục tế bào (H. 39b,c) và có thể mang các nhánh bên sẽ phân nhánh nhờ tế bào đỉnh phân đôi. Sau khi thụ tinh, nhân của hợp tử chuyển vào một u lồi ở chân quả bào (H. 39d) và các tế bào do phân cắt ra trong phần này (H. 39e) là khởi đầu thể bào tử quả (H. 38b). Các bào tử quả nảy mầm thành các sợi mảnh hiển vi, các sợi này tồn tại một thời gian dài, khi gặp điều kiện thuận lợi chúng phát triển thành tản lớn từ tế bào đỉnh sợi.



Hình 39: **Batrachospermum**

(a) Sơ đồ đỉnh - theo Smith,

(b) Nhánh quả non với nhánh bên 5 tế bào,

(c) Nhánh quả bào hoàn thiện với các nhánh bên (theo Dixon),

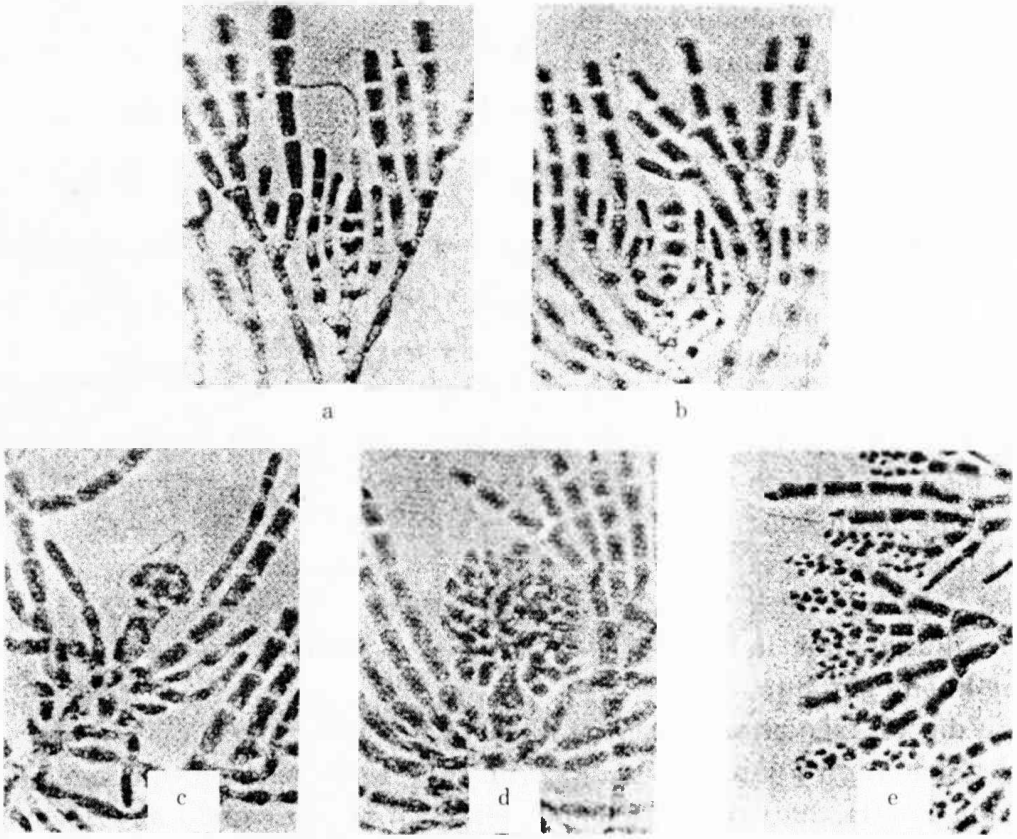
(d) Giai đoạn sớm của chồi sinh sản phát triển từ gốc của quả bào,

(e) Sự phân chia của thể bào tử quả hoàn thiện.

(Theo Kylin - 1923).

HỌ 2. NEMALIONACEAE

Sinh trưởng đa trục ở họ này có ở vài chi ở biển. Các nhánh quả bào giống các sợi vỏ, chúng được thêm vào hơn là sửa chữa các sợi vỏ (H. 40).



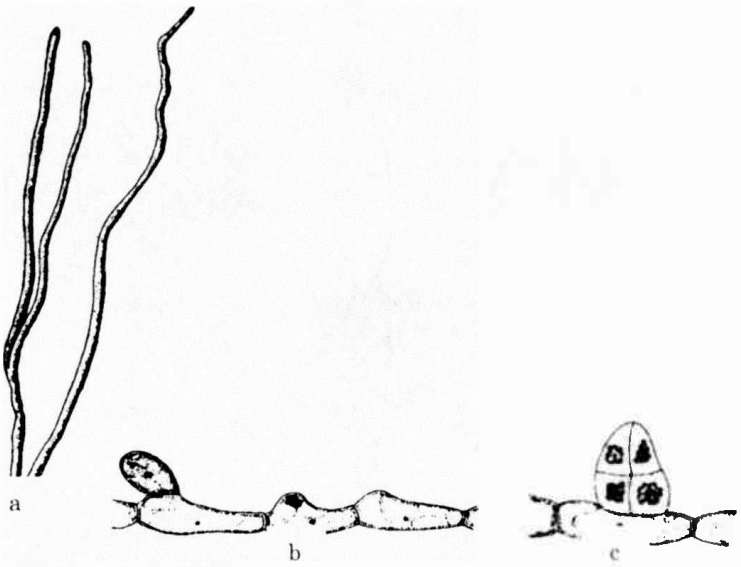
Hình 40: ***Nemalion helminthoides*** **(Velley) Batters**

(a) nhánh quả bào, (b) phân chia đầu tiên của quả bào đã thụ tinh,
(c) phát triển sau thụ tinh, (d) thể bào quả, (e) sản sinh túi tinh (theo Bold - 1978)

Chi Nemalion Duby. Tản nhầy, mềm dẻo, hầu hết thu được ở trong các bãi đá ở vùng littoral giữa được rửa sạch bởi sóng bổ nhào. Loài nhiều dạng từ đơn giản tới phân nhánh nhiều là *N. helminthoides* (Velley) Batt. Một số tác giả (Womersley, Hollenberg và Abbott) cho rằng xen kẽ các dạng đã xảy ra thậm chí trong chính quần thể trong sự phân nhánh, trong cấu trúc sinh dưỡng và cấu trúc sinh sản, do vậy kết luận *N. helminthoides* là thay đổi lớn. Sự giải thích khác (Soederstroem, 1970) là *N. helminthoides* không phân nhánh hoặc hơi phân nhánh (H.31a) với các đỉnh tù và đơn tính, trong khi *N. multifidum* (Weber et Mohr) J.Ag lại luôn phân nhánh nhiều với các đỉnh thon và là đơn tính hoặc lưỡng tính.

Sau đó chỉ các thể giao tử được biết trong chi này, giảm phân xảy ra ở quả bào đã thụ tinh, trên cơ sở này mà một thời gian dài chi này được xem là có chu trình sống đơn bội, lưỡng bội chỉ có ở quả bào đã thụ tinh. Sự khám phá ra sự xen kẽ các pha không giống nhau, đặc biệt là theo dõi sự phát triển của các bào tử quả nẩy mầm như các thí nghiệm nuôi cấy của Umezaki và Fries đã phát hiện một giai đoạn dạng sợi hiển vi, giống *Acrochaetium*, là thể tứ phân bào tử sản sinh tứ phân bào tử (H.41b,c) và đơn bào tử. Các tứ phân bào tử phát triển thành giao tử thể lớn còn đơn bào tử tiếp tục quay vòng thể bào tử.

Thể giao tử có thể là lưỡng tính, các túi tinh (H.40e) tạo thành những cụm từ các sợi vỏ, nhánh quả bào nằm trong đám các sợi vỏ và thường có ba tới năm tế bào, kết thúc là sợi lông dài, đầu lông là nơi tinh tử bám vào và đi dọc trong sợi lông tới thụ tinh với nhân cái, sau khi thụ tinh hợp tử sẽ phân chia, tế bào dưới hợp tử không phân chia nữa, nhưng tế bào ở trên phân chia vài lần theo chiều dọc thành một nút kết lại của các tế bào (H.40c). Các tế bào này tiếp tục phân chia và bao quanh khối kết lại của các tế bào cấu tạo thể bào quả, cuối cùng phân mảnh giải phóng bào tử quả. Chi này thấy không có vỏ bao thể bào quả.

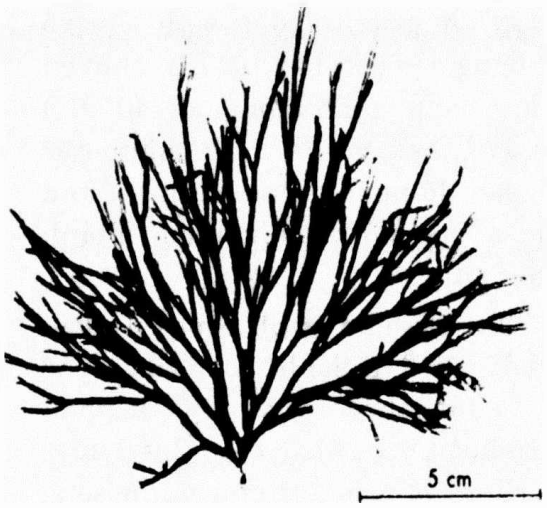


Hình 41: **Nemalion** *(từ Bold - 1978, theo Umezaki)*
(a) Hình thái giao tử *N. helminthoides*,
(b) Giai đoạn dạng sợi ở *N. vermiculare* Suringar với tứ phân bào tử nang non,
(c) Tứ phân bào tử nang ở *N. vermiculare*

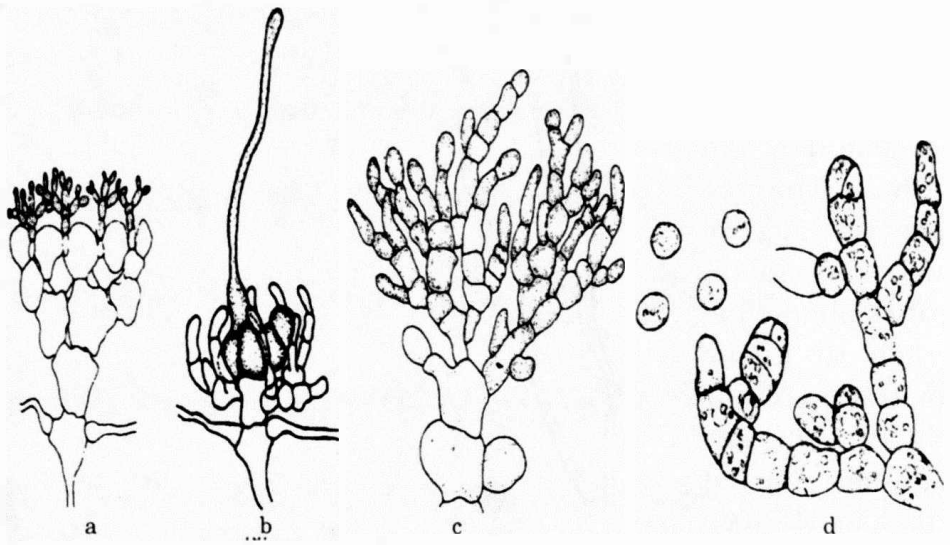
HỌ 3. CHAETANGIACEAE

Họ này có khoảng 7 chi sống ở biển, cấu trúc đa trục. Phân biệt với họ Nemalionaceae và Helminthocladiaceae do có vỏ bao quanh thể bào quả bởi các sợi mảnh mai với một lỗ cho giải phóng bào tử quả. Tản của họ này là làm giảm kích thước, đứng, dạng bụi. Một số chi mềm như *Pseudogloiophloea* và nhầy như *Scinaia*, một số khác thấm canxi nhiều hoặc ít như *Galaxaura*. Họ này cũng có các giai đoạn sau thụ tinh rất phức tạp.

Chi Pseudogloiophloea. Tản phân nhánh lưỡng phân (H.42) và đổ bẹp khi thủy triều rút. Giao tử thể là lưỡng tính. Các sợi mang túi tinh tử (H.43a) vươn lên từ những sợi đồng hóa nhỏ, giữa các túi không màu lớn. Các nhánh quả bào có ba tế bào. Các sợi không sinh sản sinh ra từ tế bào thấp nhất của nhánh quả bào, tế bào dưới bầu chia làm hai tế bào, một trong chúng phân chia tiếp, như vậy nhánh quả bào thành thục có 4 tế bào nằm dưới quả bào (H.43b). Sau khi thụ tinh một chồi sinh sản đơn độc khởi đầu đã sinh ra trực tiếp từ gốc quả bào, không giống với loài khác của chi này là chồi sinh sản khởi đầu từ một tế bào dưới bầu. Thể bào quả thuần thục (H. 43c) được bao bọc bởi vỏ, nó gồm các sợi không màu đã sinh ra từ tế bào gốc của nhánh quả bào.



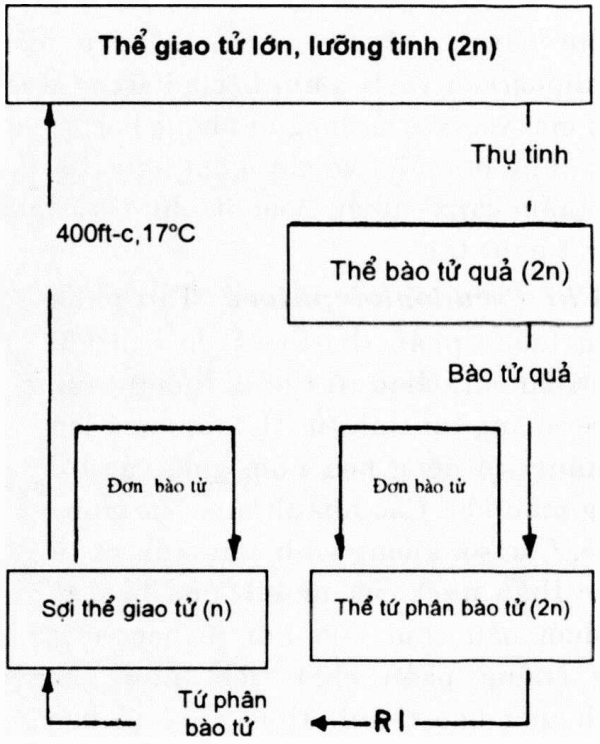
Hình 42: ***P. confusa*** **(Setch.) Levr.**
Thể giao tử (theo Ramus - 1969)



Hình 43: ***Pseudogloiophloea confusa***

(a) sản sinh các sợi túi tinh tử kẽ hở giữa các túi lớn không màu; (b) nhánh quả bào; (c) phần thể bào quả; (d) sản sinh tứ phân bào tử nang trên pha lưỡng bội hiển vi (theo Ramus - 1969)

Chỉ giai đoạn giao tử được thừa nhận ở *P. confusa* (Setch.) Levr. cho tới sự khám phá trong nuôi trồng của Ramus. Ông đã khám phá ra các bào tử quả đã được sản sinh bởi các tản giống *Acrochaetium* (carposporophyte). Các sợi này quay vòng sinh sản vô tính bằng các đơn bào tử 2n, nhưng khi chuyển vào môi trường nước biển thiếu nitrat thông thường thì tế bào đỉnh của một số sợi đã sản sinh tứ phân bào tử 1n (H. 43d). Các tứ phân bào tử này cho ra các tản giao tử hình sợi giống sợi tứ phân bào tử. Những sợi này cũng quay vòng sinh sản vô tính bằng các đơn bào tử. Khi chuyển vào ánh sáng mạnh tương đối (400ft-c) và ở 17°C các sợi đã hình thành các chồi, sau đó phát triển thành các tản giao tử lớn, lưỡng tính, phân nhánh đôi đặc trưng.



Hình 44: **Sơ đồ trình bày chu trình sống của *Eudogloiophloea confusa*** (theo Ramus – 1969)

Như vậy chu trình sống của loài này bao gồm hai thế hệ sống tự do: thể giao tử (n=4 hoặc 5) và thể tứ phân bào tử hoàn toàn khác biệt (2n=8 hoặc 10). Hình 44 tóm tắt chu trình sống chịu sự điều chỉnh của chất dinh dưỡng (nitrat) cũng như sự chiếu sáng.

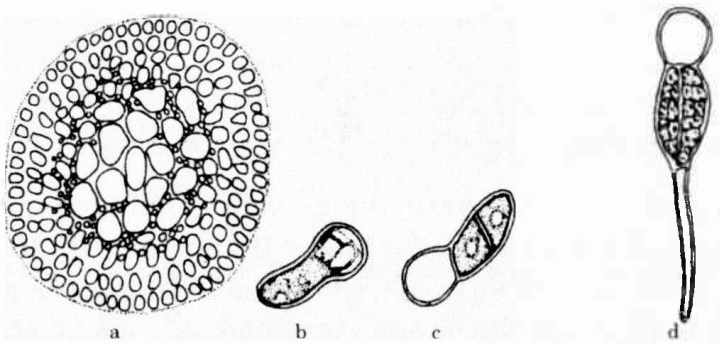
HỌ 4. GELIDIACEAE

Họ này đặc trưng bởi sinh trưởng ở đỉnh và chu trình sống lưỡng bội. Cũng như các thành viên khác của bộ là không có tế bào sinh sản phụ. Tiếp sau sự thụ tinh quả bào hợp nhất hoàn toàn với tế bào hỗ trợ, và từ tế bào đã phồng lên này các sợi chồi sinh sản phát triển thành các nhánh và sản sinh các bào tử quả ở đầu nhánh. Một kiểu khác là trong nó thể bào tử quả phát triển nhưng các tế bào phụ là không có. Trong vùng lân cận của các chuỗi thể bào tử quả của các tế bào dinh dưỡng đã sản sinh bởi mô sinh dưỡng và phát triển lan tỏa thể bào tử quả thấy rõ từ nuôi dưỡng các tế bào dinh dưỡng này.

Thể tứ phân bào tử mang túi tứ phân bào tử phân chia hình chữ thập. Túi tinh tử sản sinh trong ô túi ở ngọn tản đực, một khoảng không nhỏ và rõ dưới ngọn chỉ ra ô túi này. Một đặc trưng sinh dưỡng là hợp nhất, tất cả các chi (trừ *Gelidiella*) có các sợi rễ dày đặc (H.45) xen giữa các tế bào tủy lớn hơn hoặc nằm như một lớp giữa vỏ và tủy. Có khoảng một tá chi sống ở biển, hầu hết nhỏ và có một vài đại diện. Hai chi *Gelidium* và *Pterocladia* lớn và phân loại phức tạp. Khác biệt giữa hai chi này là chi thứ nhất có quả túi (cystocarp) với hai lỗ hoặc mở còn chi thứ hai quả túi có một lỗ.

Chi Gelidium Lamour. Tản có hình dạng thay đổi từ dạng ống đến dạng bản dẹt rộng, kích thước từ khoảng 1cm chiều cao như ở *G. pusillum* (Stackh.) Lejolis tới 50cm chiều cao như ở *G. robustum* (Gardn.) Hollenb. Et Abbott. Tản luôn cứng và có chất sụn, phân nhánh hai bên và là lông chim kép.

Chi này là nguồn cung cấp cho chiết rút thạch, ở Nhật Bản chúng được dùng chiết rút thạch từ những năm 1876.



Hình 45: ***Gelidium***
(a) Các sợi rễ nhỏ trong tủy, (b)-(d) các giai đoạn nảy mầm của tứ phân bào tử

BỘ 2. CRYPTONEMIALES

Đây là bộ Tảo đỏ biển lớn, có khoảng 10 họ, không phải luôn phân biệt dễ dàng với bộ Gigartinales. Đặc điểm vẫn dùng cho phân biệt hai bộ là ở Cryptonemiales có tế bào trợ bào (auxiliary) – một tế bào khởi đầu điển hình thể bào tử quả đã sinh ra trong một nhánh phụ hoặc nhánh đặc biệt của tản giao tử cái, trong khi ở Gigartinales thì tế bào trợ bào sinh ra trong một sợi sinh dưỡng.

Tản sinh dưỡng có thể là dạng sợi hoặc nhu mô giả (dạng bản, các trục hình ống hoặc các vỏ cứng). Dạng mềm trơn như ở Gloiosiphonia cũng như dạng can xi hóa như ở Corallinaceae. Chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình, nhưng nghiên cứu nuôi trồng một số thành viên cho thấy các kiểu dị hình cũng có như ở Pikea và Gloiosiphonia. Các họ phân biệt trên cơ sở như kiểu phân chia của tứ phân bào tử

(phân tầng hoặc chữ thập), kiểu phát triển (đơn trục hoặc đa trục) và quan hệ của nhánh quả bào với trợ bào.

1. Tản canxi hóa, có vỏ (crustose) hoặc đứng thẳng với tổ chức phân đốt; các tổ chức sinh sản sản sinh trong bào phòng.....Corallinaceae

1. Tản không canxi hóa.....2

2. Tản ký sinh (trên các thành viên Rhodomelaceae).....Choreocolaceae

2. Tản không giống như trên.....3

3. Các nhánh quả bào và các nhánh tế bào trợ bào lưa thưa trên tản (mặc dù ở một số Dumontiaceae các tế bào hỗ trợ không có chức năng).....4

3. Quả bào và các tế bào trợ bào trong một và cùng hệ thống nhánh.....5

4. Sợi tiếp xúc từ quả bào đã thụ tinh làm tiếp xúc với tế bào khác trong nhánh quả bào trước khi phát triển của thể bào tử quả.....Dumontiaceae

4. Sợi tiếp xúc không làm tiếp xúc với tế bào nào trong nhánh quả bào nhưng tiếp xúc trực tiếp với một tế bào trợ bào trong nhánh tế bào trợ bào ở xa .....Cryptonemiaceae

5. Nhánh quả bào và nhánh tế bào trợ bào sinh ra trên một tế bào hỗ trợ chung, không liên quan trong sự khởi đầu của thể bào tử quả.....Gloiosiphoniaceae

5. Tế bào hỗ trợ của nhánh quả bào liên quan trong sự hình thành một tế bào hợp nhất. Tiếp theo sự thụ tinh của quả bào với cái chức năng như tế bào trợ bào hoặc vị trí ban đầu của một sợi tiếp xúc tới một tế bào trợ bào ở xa..... .....Kallymeniaceae

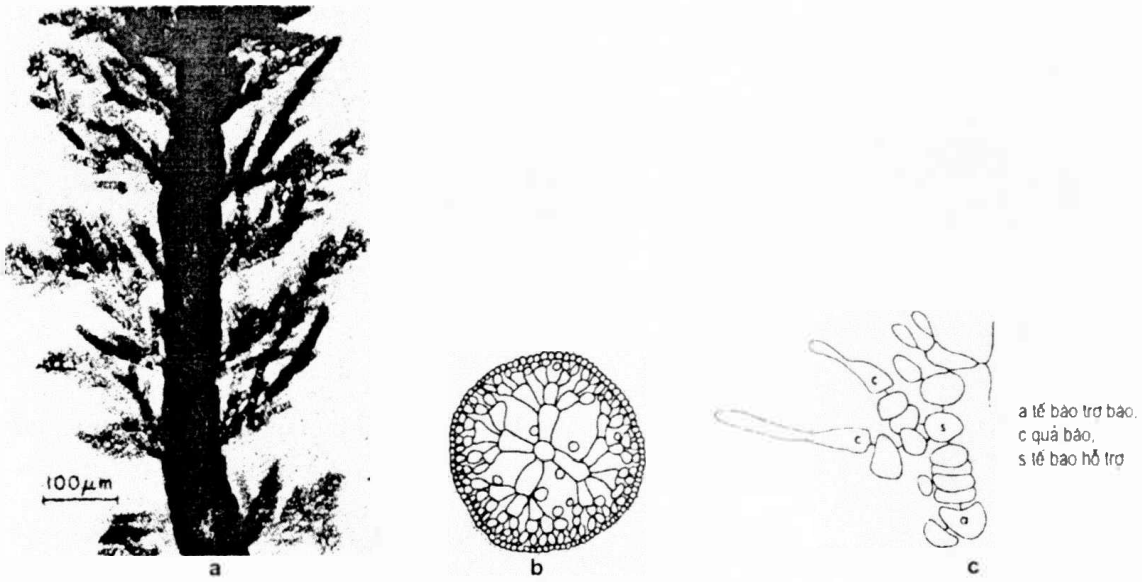
HỌ 1. GLOIOSIPHONIACEAE

Cấu trúc đơn trục. Trục chính mang những vòng nhánh đơn giản ngắn, các tế bào gốc lớn, phân nhánh ra cả hướng ngang và hướng thẳng đứng (H.46b). Các nhánh thứ cấp là các nhánh có các tế bào nhỏ vươn lên. Chúng cuối cùng kết hợp với các nhánh của các sợi ngang liền kề hình thành nên vỏ của các tế bào nhỏ liền kề nhau.

Quả bào và các tế bào trợ bào sản sinh trên cùng một hệ thống nhánh (H.46c). Nhánh quả bào với ba tế bào bao gồm một tế bào dưới bầu lớn, sinh trên tế bào hỗ trợ mà cũng mang một nhánh tế bào hỗ trợ gồm vài tế bào. Chi *Schimmelmannia* có tế bào đỉnh của nhánh tế bào trợ bào hoạt động như tế bào trợ bào, ở Gloiosiphonia tế bào trợ bào là một trong các tế bào ở giữa nhánh tế bào trợ bào có từ 6–8 tế bào (H. 46c). Nhân hợp tử chuyển tới tế bào trợ bào bởi một tế bào tiếp xúc nhỏ hoặc bởi một sợi tiếp xúc.

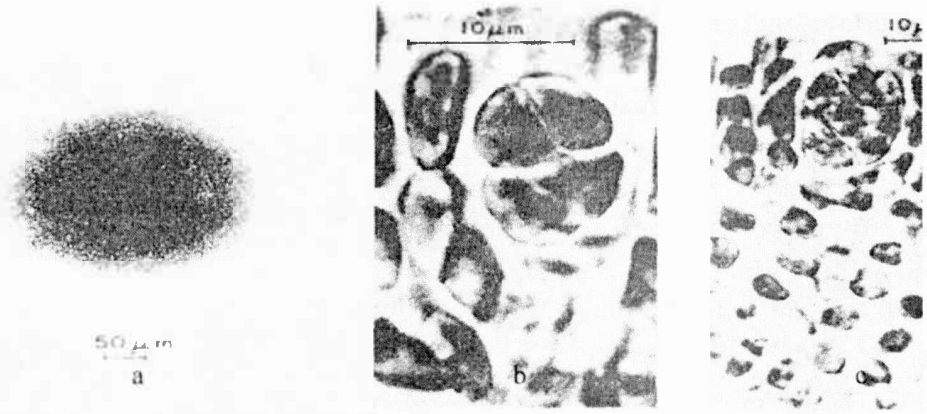
Chi Gloiosiphonia Carm. ex Berk. Tản hình trụ, đỏ tươi, gelatin hóa, có thể phân nhánh khác nhau. Tất cả nhánh ngắn đặc trưng ở G. verticilaris Farlow (H.46a), đa số phân nhánh không đều. Thường vài tản mọc lên từ một gốc.

Chu trình sống của G. capillaris đã được khám phá bởi Edelstein. Bào tử quả lớn lên thành các đĩa liên kết nhỏ (H.47a), bao gồm các sợi vươn lên gắn vào một khối nhầy nhưng lớn lên với một mép thể đệm đơn. Tứ phân bào tử nang (H.47b) có cả ba kiểu phân chia, phát triển trong vỏ cứng và giải phóng các tứ phân bào tử nẩy mầm cho thể giao tử lưỡng tính. Thể giao tử lớn, thể tứ phân bào tử nhỏ.



Hình 46: ***Gloiosiphonia capillaris*** (Hudson) Carm. ex Berk.

(a) tản trong nuôi cấy - theo Edelstein; (b) biểu đồ cắt ngang tản; (c) hệ thống nhánh quả bào (Từ bold, 1978: theo Kylin)



Hình 47: ***Gloiosiphonia capillaris***

(a) đĩa tứ phân bào tử; (b) và (c) tứ phân bào tử nang (từ Bold, 1978, theo Edelstein)

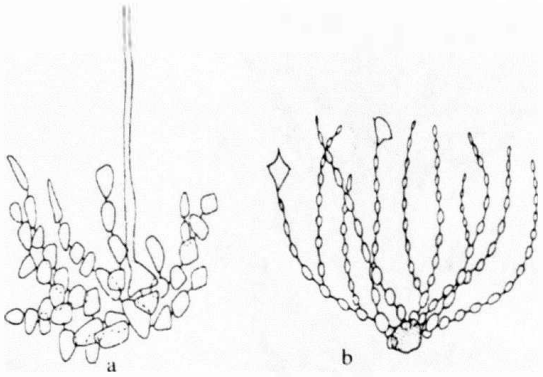
HỌ 2. CRYPTONEMIACEAE

Chi Cryptonemia có giao thế thế hệ đồng hình, giao tử thể đơn tính, sinh sản vô tính bằng tứ phân bào tử. Tản có thể là bản lớn nên có tên là "bản đỏ" (H.48). Quả bào và các tế bào trợ bào hình thành trong hệ thống nhánh phụ tách biệt, nó hình thành ở vùng giữa vỏ và ruột, phân nhánh nhiều và hội tụ chặt lại thành một điểm nút, gọi là bóng (ampullae). Quả bào có thể có vài tế bào bên cần cỗi, phát sinh từ tế bào thấp hơn và tế bào hỗ trợ của nhánh quả bào này luôn là tế bào xen trong bóng (H.49a).

Tế bào trợ bào cũng giống như tế bào xen trong bóng, thường ở vị trí thấp hơn với dám sợi đi ra từ nó (H.49b).

Sau khi thụ tinh, một hoặc một số ống đưa mọc ra từ bào quả và tiếp xúc trực tiếp với tế bào trợ bào, từ đó hình thành nên thể bào tử quả ở bề mặt tản. Ống đưa có thể tiếp tục tiếp xúc với tế bào trợ bào trong các bóng khác. Quả bào (cystocarp) luôn có vỏ bao.

Hình 48: ***Cryptonemia borealis*** **Kylin**



Hình 49: **Hệ thống sinh sản cái ở Cryptonemiaceae**

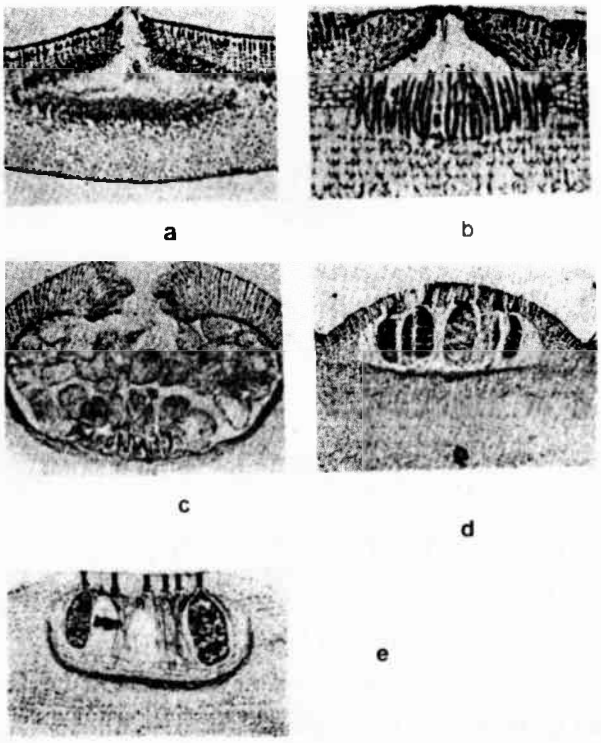
(a) bóng chứa một nhánh quả bào,
(b) bóng chứa một tế bào trợ bào.
Theo Y. M. Chiang - 1971.

HỌ 3. CORALLINACEAE

Đây là họ lớn và quan trọng của Tảo đỏ, phân bố toàn cầu và thích nghi với điều kiện sống ở biển. Chúng bao gồm các loài ký sinh không màu trên các loài khác của họ này như Kvaleya, một số chỉ ký sinh ở giai đoạn non như *Amphiroa* và *Pseudolithophyllum*, một số loài sinh trưởng hoàn toàn đặc hữu trên tảo san hô khác, chỉ những chi không can xi hóa sống ở dưới lớp cutin của *Cladophora*. Cũng có loài có dạng hình khối như ở *Clathromorphum* sống ở Bắc Atlantic và Bắc Thái Bình Dương.

Cơ quan sinh sản chìm trong các hốc được gọi là bào phòng. Túi tinh tử (H.50a) và các bào phòng quả bào (H.50b) có một lỗ mở; các bào phòng túi tứ phân bào tử (H. 50d) có một lỗ hoặc nhiều, tùy thuộc vào chi.

Hai kiểu sinh trưởng xảy ra trong các thành viên của họ này, hầu hết các thành viên có cả hai kiểu sinh trưởng đỉnh và sinh trưởng xen giữa. Lát cắt dọc xuyên tâm qua mép sinh trưởng (H. 51a) là ví dụ giải thích tại sao mô phân sinh xen giữa là đã nhận được từ mô phân sinh đỉnh. Hình 52 là sơ đồ trình bày quá trình. Tất cả các tế bào của mô phân sinh có màu đen. Vài giới hạn đã sử dụng chỉ ra các vùng khác

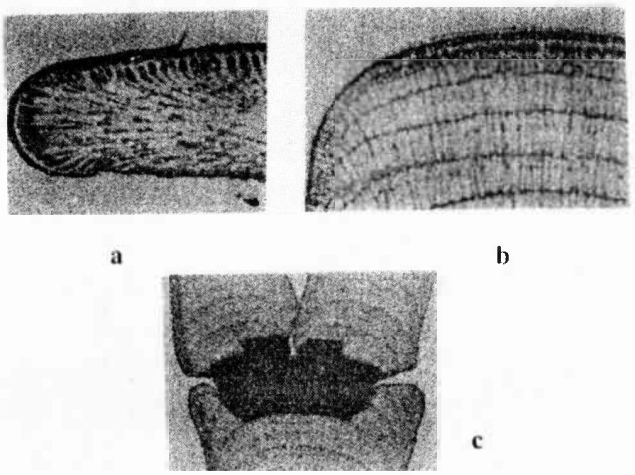


Hình 50: **Các bào phòng ở Corallinaceae**

(a) bào phòng tinh tử nang của *Clathromorphum reclinatum* (Fosl.) Adey.
(b) bào phòng các nhánh quả bào của *C. loculosum* (Kjellm) Fost.
(c) bào phòng chứa một thể bào tử quả thuần thục của *Bossiellacalifornica* ssp. Schmittii (Manza) Jahansen
(d) bào phòng tứ phân bào tử nang của *Mesophyllum lamenlatum* (Setch. And Fcsl.) Adey.
(e) bào phòng bào tử kép của *Lithothamnium pacificum* (Fost.) Fost.
(Theo Bold - 1978)

nhau của các mô. Các tế bào ở đỉnh mép (bên trái H. 52) trải qua các phân chia nếp lồi cho ra các tế bào lớp dưới. Do các phân chia xung quanh hoặc chéo vùng khác của các tế bào mô phân sinh cho ra bề mặt trên. Những tế bào sau cùng này trở thành mô phân sinh xen giữa, cắt ra các tế bào hướng ra ngoài (vỏ tản) và hướng vào trong (bao tản). Các tế bào vỏ tản luôn khác về hình thái với các tế bào bao tản và tế bào ở dưới và khác về vị trí. Các tế bào ở ngoài cùng nhỏ của vỏ tản gọi là các tế bào phủ.

Lớp dưới tản ở hầu hết tảo san hô là có, là kết quả của sinh trưởng đỉnh; ở một số loài mô phân sinh mép có thể đã phủ bởi một lớp vỏ tạo nên các tế bào mô phân sinh xen giữa. Mô tủy của trục đứng là tương đồng lớp dưới tản và là sản phẩm sinh trưởng đỉnh. Các sợi thẳng đứng của vỏ cứng (H.52) và các sợi ngang của trục dựng đứng điển hình có các tế bào mô phân sinh dưới bề mặt (H.51b) và như vậy là kết quả của sinh trưởng xen giữa. Sự biến đổi dạng sinh trưởng đỉnh tới sinh trưởng xen giữa xảy ra gần mép tản trong vùng nơi các sợi cong đi lên tới định hướng thẳng đứng.



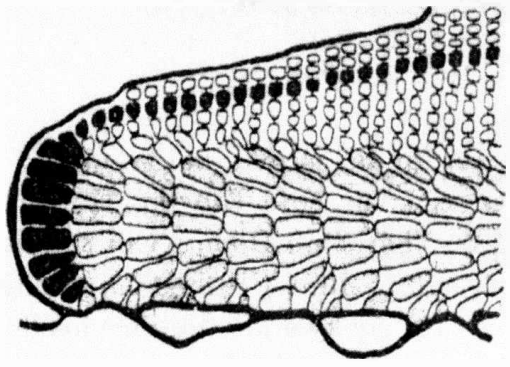
Hình 51: **Giải phẫu Corallinaceae**

(a) lát cắt dọc qua mép *Lathromorphum reclinatum* (theo Lebednik),
(b) lát cắt dọc đỉnh *Amphiroa ephedraea* (Lamarck) Decn.
(c) lát cắt dọc qua thể gối *Amphiroa capensis.*
(Từ Bold, 1978, theo Johansen)

Thuật ngữ quan trọng khác là thể gối, có nghĩa "đầu gối" hoặc "chỗ nối". Tảo san hô nào đó có những phần không canxi hóa (H.51c) xen giữa các phần canxi hóa của tản gọi là thể gối.

Trong nghiên cứu một tảo san hô có sụn (Johansen, 1973) đã khám phá khởi đầu một bào phòng cái hoặc đực là sự cất giữ của một chụp của nguyên liệu ở sâu dưới vỏ tản. Cutin và các tế bào phủ trên chụp đã lột đi dần dần và những phần ở trên của các tế bào vỏ dưới chụp cũng tan rã. Những phần có nhân thấp hơn của các tế bào vỏ dưới chụp bọc lại và trở thành khởi đầu của các tế bào sinh sản.

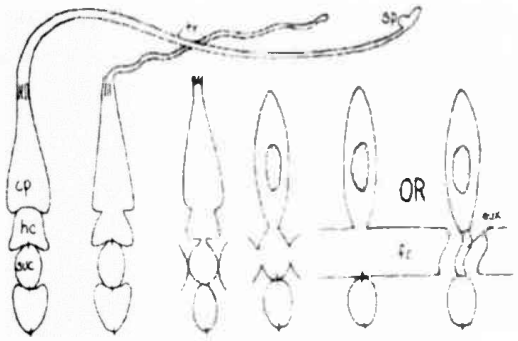
Sự khởi đầu của các bào phòng trong các dạng không gối liên quan tới sự kéo dài của các tế bào mô phân sinh xen giữa, đã kèm theo sự cất giữ đồng thời dịch nhầy. Vùng hình đĩa này của các tế bào kéo dài trải qua những thay đổi khác biến đổi thành các bào phòng (Lebednik, 1977A).



Hình 52: **Sơ đồ trình bày sự phát triển sinh dưỡng ở *Mesophyllum***, nhìn lát cắt xuyên thẳng đứng. Các tế bào mô phân sinh màu đen; những tế bào dưới tản hơi khác. Các tế bào mô phân sinh đỉnh ở mép (trái) lớn thẳng lên các tế bào dưới tản bằng cách phân chia nếp lồi tới các sợi trục và gián tiếp tới các tế bào mô phân sinh khác trên bề mặt bởi biện pháp phân chia phân nhánh. Các tế bào mô phân sinh này lớn lên thành các tế bào gần tâm và xa tâm.

(Theo Bold - 1978)

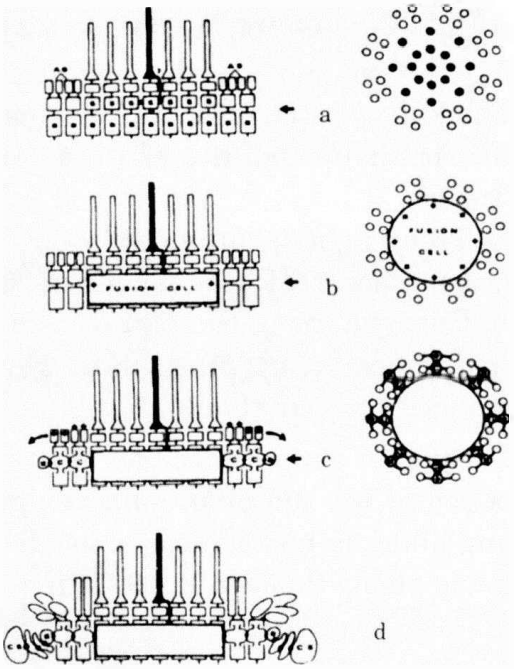
Các nhánh quả bào lớn lên từ vách của bào phòng và luôn có hai tế bào, vươn lên đơn độc từ một tế bào hỗ trợ (H. 53a). Sau khi thụ tinh quả bào hợp với tế bào ở dưới (H.53b) và tiếp theo hòa hợp với tế bào hỗ trợ (H.53c). Nhiều loài có sự kết hợp chung của các tế bào hỗ trợ từ các nhánh quả bào không thụ tinh với tế bào hòa hợp trên (H.53d,e) và tế bào hòa hợp tổng hợp này, tế bào noãn tiếp tục nảy chồi cho ra các bào tử quả lớn từ các mép của nó. Tế bào hỗ trợ của nhánh quả bào chức năng như tế bào trợ bào.



Hình 53: **Sơ đồ của sự thụ tinh và sau thụ tinh của Corallinaceae (*Calliarthron tuberculosum*)** (theo Johansen)
aux-tế bào trợ bào; cp-quả bào; fc-tế bào hòa hợp; hc-tế bào dưới bầu; sp-tinh tử; suc-tế bào hỗ trợ; tr- vòi thụ tinh

Theo Lebednik ở phân họ Melobesioideae, bên trong bào phòng cái các nhánh quả bào đã được bao quanh bởi một vòng bên ngoài của các nhánh tế bào trợ bào (H.54a). Sau khi thụ tinh một tế bào hòa hợp đã được hình thành (H.54b) ở trong phức hệ quả bào. Từ góc của tế bào hòa hợp, các sợi tiếp xúc bò ra phía ngoài, hòa hợp với hệ thống nhánh tế bào hỗ trợ (H.54c). Các bào tử quả sản sinh từ các đỉnh của các sợi tiếp xúc (H.54d).

Chu trình sống chung của họ này là giao thế thế hệ đồng hình.



Hình 54:

Sơ đồ trình bày sự phát triển sau thụ tinh của Mesophyllum (*theo Lebednik - 1977*)

Lát cắt thẳng đứng (trái) và ngang (phải) của các bào phòng bào quả. AB hệ thống nhánh tế bào trợ bào; S: tế bào hỗ trợ; B: tế bào gốc; C: sợi tiếp xúc; CS, bào tử quả; M, tế bào đã sửa đổi.

(a) sinh trưởng ra ngoài từ gốc quả bào tới tế bào hỗ trợ, nhìn ngang hệ thống nhánh quả bào màu đen và hệ thống nhánh tế bào trợ bào màu trắng.

(b) sự hình thành tế bào hòa hợp từ các tế bào gốc và tế bào hỗ trợ.

(c) sinh trưởng của sợi tiếp xúc (C) từ tế bào hòa hợp tới ngoại biên và sự sửa đổi của các tế bào ở trên của hệ thống nhánh tế bào trợ bào.

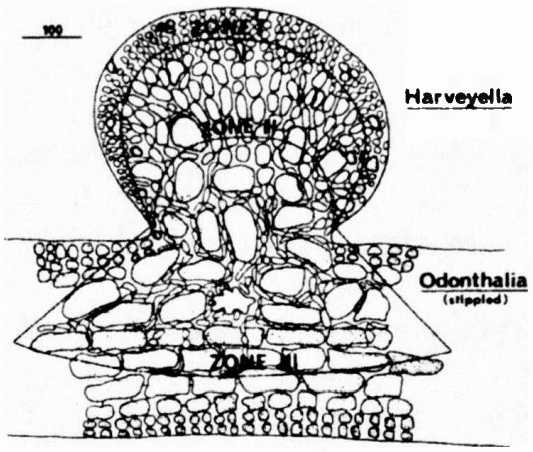
(d) hình thành các bào tử quả và to ra của các tế bào ở trên các nhánh tế bào trợ bào.

HỌ 4. CHOREOCOLACEAE

Họ này gồm các dạng ký sinh có cấu tạo tiêu giảm tối đa, có màu hơi trắng hoặc hoàn toàn không màu, tạo nên các đệm nứt trên các vật chủ Tảo đỏ. Hai chi *Choreocolax* và *Harveyella* ghi nhận có ở Atlantic và bờ Thái Bình Dương. Chi thứ ba *Holmsella* có ở châu Âu và ký sinh trên *Gracilaria*. Người ta dùng C^{14} theo dõi quang hợp cho thấy sản phẩm đồng hóa của cây chủ đã chuyển tới cây ký sinh như floridoside,

manitol và tinh bột. Chúng được khẳng định là sự chuyển thực hiện qua các sợi trong mô cây chủ sinh ra từ gốc vật ký sinh và xâm nhập vào giữa các tế bào cây chủ.

Chi Harveyella Schmitz et Reinke. Có dạng mụn hình củ nhỏ trên chi chủ Odonthalia và *Rhodomela* của Rhodomelaceae. Như vậy là alloparasite, không liên quan chặt chẽ với cây chủ của nó. Golf và Cole đã nghiên cứu cẩn thận ngoài tự nhiên cũng như trong phòng thí nghiệm và đã khẳng định bào tử của *Harveyella* đầu tiên nảy mầm ở các vết thương của các cây chủ gây ra bởi bọn isopod và amphipod. Các tế bào rễ xâm nhập vào giữa các tế bào cây chủ (H.55).



Hình 55: **Lát cắt qua *Harveyella mirabillis*** trên cây chủ *Odonthalia floccosa* Zone III xen kẽ giữa chủ và vật ký sinh, tuy nhiên Zone II và I vẫn có các tế bào cây chủ (*theo Bold - 1978*)

BỘ 3. GIGARTINALES

Bộ này có số họ nhiều nhất trong Tảo đỏ với khoảng trên 20 họ. Khác biệt đầu tiên của bộ này được Kylin chỉ ra từ năm 1932 là tế bào trợ bào không sinh ra trên cơ quan đặc biệt hay phần phụ mà là một tế bào xen giữa của sợi sinh dưỡng bình thường của tản.

Hướng phát triển của thể bào tử quả là vào trong hoặc ra ngoài tản – đâylà tiêu chuẩn phân loại quan trọng ở mức họ, nhưng không có ý nghĩa lắm khi thể bào tử quả phát triển ở bên. Các đặc điểm về cấu trúc (đơn trục hay đa trục), kiểu phân chia của tứ phân bào tử nang (chữ thập hay phân đới) và không gian liên hệ giữa quả bào và tế bào trợ bào cũng là các đặc điểm phân biệt giữa các họ.

Hầu hết tản dạng thịt và lớn, cũng có một số dạng nhầy xốp như *Calosiphonia* và thậm chí có một chi canxi hóa (*Titanophora*).

Sau đây là hai họ phổ biến của bộ:

HỌ 1. GIGARTINACEAE

Phần lớn có dạng sụn, thường dạng bản mỏng nhưng cũng có dạng ống hoặc dạng gạc đơn giản hay phân nhánh và cấu trúc đa trục. Tản bao gồm một vỏ gốc mở rộng, sinh trưởng xuyên tâm trên lớp dưới và các trục vươn đứng thẳng. Vỏ nhiều năm cho tái sinh hàng năm hoặc nhiều năm.

Nhánh quả bào có ba tế bào, nhánh quả bào đơn độc trên tế bào hỗ trợ (H. 56a). Tế bào hỗ trợ ở trong vỏ sợi sinh dưỡng, tiếp xúc với tế bào bao quanh bởi các tiếp xúc thứ cấp và có thể mang những sợi bất thụ hướng ra ngoài vỏ. Tiếp theo sự thụ tinh, quả bào chuyển nhân hợp tử tới tế bào hỗ trợ bởi một sự tiếp xúc rộng, tế bào hỗ trợ như vậy giữ chức năng như tế bào trợ bào.

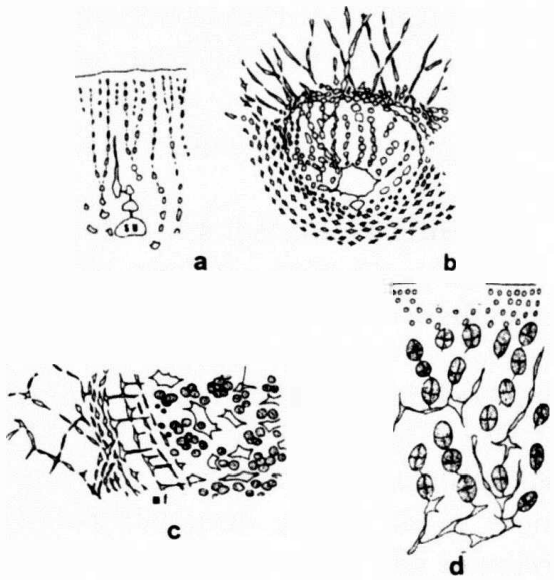
Nhiều chồi sinh sản đã phát triển từ tế bào trợ bào hướng vào trong tản (H. 56b). Thể bào tử quả nhiều hoặc ít trà trộn trong những phần còn lại của ruột. Một bao rễ đặc biệt, gồm có các tế bào sợi dinh dưỡng phát triển bao quanh thể bào tử quả (H. 56c) như ở các chi *Gigartina, Iridaea, Rhodoglossum*, còn *Chondrus* thiếu cấu trúc trên. Các

bào tử quả thường phát tán do tan rã của tản. Ở *Gigartina* các thể bào tử quả lồi lên và có các lỗ để giải phóng bào tử.

Tứ phân bào tử luôn phân chia chữ thập. Chúng có thể phân biệt với các tế bào dưới vỏ như ở *Rhodoglossum* hoặc với các sợi ruột đặc biệt như ở *Iridaea* và *Chondrus* (H.56d).

Chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình, các giao tử thể đơn tính.

Chi Gigartina Stackhouse, có khoảng 100 loài đã mô tả ở cả bắc và nam Bán cầu, là chi được xem là đa dạng nhất ở Bắc Thái Bình Dương và có sinh khối lớn nhất trong Tảo đỏ. Hình thái (H.57) có thể đơn giản tới phân nhánh nhiều, phân nhánh đôi hay lông chim.



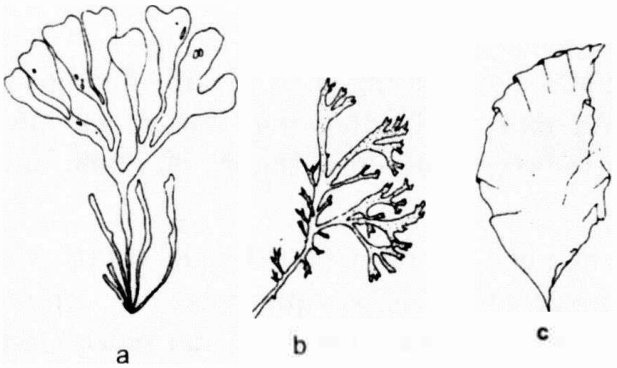
Hình 56: **Cấu trúc sinh sản ở *Gigartina***

(a) Hệ thống nhánh quả bào trên tế bào hỗ trợ (su)
(b) Phát triển sớm của các chồi sinh sản và bao quanh các sợi ruột
(c) Phần bào quả già hơn đã bao quanh bởi vỏ đặc biệt của các sợi ruột (mf)
(d) Tứ phân bào tử nang đã hình thành từ một loạt tế bào bên trong vỏ.
(Từ Bold, 1978: (a)-(c) theo Mikami; (d) theo Kylin)

Nhiều loài có quanh năm, độ muối thường là yếu tố giới hạn sự phân bố, phổ biến nhất là giới hạn ở vùng triều thấp. Nhiều loài có khả năng tái sinh khi thu hoạch không để phần gốc bị phá hủy.

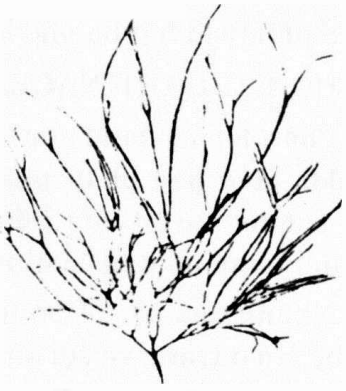
HỌ 2. GRACILARIACEAE

Họ này có khoảng 8 chi, nhưng chỉ có chi *Gracilaria* là phân bố toàn cầu. Đặc điểm đặc trưng của họ là thể bào tử quả phát triển hướng ra ngoài tản, tứ phân bào tử nang phân chia chữ thập và một cấu trúc mô mềm giả như là các tế bào ruột nhiều hoặc ít cùng kích cỡ hơn là các sợi.



Hình 57: **Gigartina** (theo Bold - 1978)

(a) *G. volans* (C. Ag.) J. Ag. *(b) G. agardhii* S. et G. *(c) G. corymbifera* (Kuetz.) J. Ag.



Hình 58:

***Gracilaria foiifera* (Forssk.) Boerg.**
(theo Bold - 1978)

Chi Gracilaria Grev. Chi này có giá trị thương mại do có hàm lượng aga cao và có nhiều loài (khoảng 100) phân bố cả ở biển ôn đới và nhiệt đới. Tản thường phân nhánh nhiều, dạng ống tới dạng bản với cấu trúc sụn. Các bụi với phân nhánh lưỡng

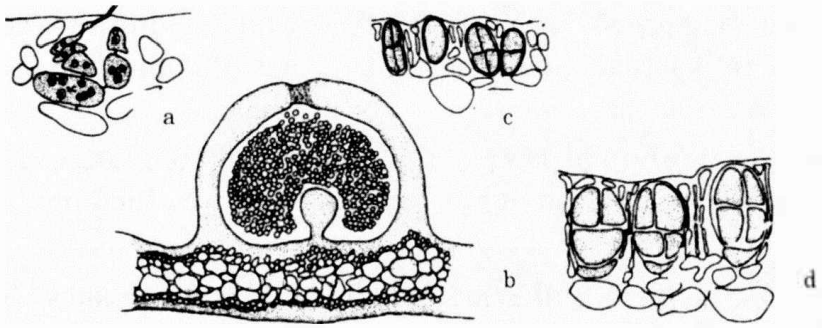
phân nhiều hoặc ít như *G. verrucosa* (Hudson) Papenf. (H.58). Nhiều loài ưa sống trong các vịnh nông, nơi có nhiều nước ngọt đổ vào và có nhiều chất dinh dưỡng. Chu trình sống có giao thế thế hệ đồng hình, thể giao tử đơn tính.

Cấu trúc đơn trục, tế bào đỉnh đơn độc ở ngọn mỗi nhánh, nhưng sợi trục trung tâm là không nhận ra sớm. Tinh tử sản sinh trong các khoang hoặc các hốc nông trên thể giao tử đực. Các nhánh quả bào có hai tế bào và khó phát hiện. Các bào quả lồi lên hình bán cầu trên bề mặt tản; một vỏ phát triển phủ lên các sợi chồi sinh sản, có một lỗ cho giải phóng bào tử quả.

BỘ 4. RHODYMENIALES

Bộ này chứa khoảng trên 30 chi thuộc 3 họ, đặc trưng bởi sinh trưởng đa trục và cơ quan sinh sản cái chứa một nhánh quả bào có 3 hoặc 4 tế bào và một tế bào trợ bào (H.59a), nó luôn giới hạn một sợi hai tế bào cũng vươn lên từ tế bào hỗ trợ. Sự thụ tinh có các khả năng là: *thứ nhất* kết hợp ngay của các tế bào nhánh quả bào, *thứ hai* cắt ra một tế bào tiếp xúc từ các tế bào nhánh quả bào đã kết hợp và *thứ ba* là tiếp xúc của tế bào tiếp xúc này với tế bào trợ bào gần bên. Điển hình là một tế bào hòa hợp lớn rõ ràng ở gốc của thể bào tử quả (H. 59b).

Chồi sinh sản luôn phát triển ra phía ngoài, một vỏ hình vòm với một lỗ là đặc trưng cho bộ. Tứ phân bào tử nang phân chia chữ thập hay tứ diện. Chu trình sống là giao thế thế hệ nhưng hiện tượng bất thường cũng có xảy ra.



Hình 59.

(a) Cơ quan sinh sản cái ở *Lomentaria articulata* (Huds.) Lyngb.;
c: quả bào; a, tế bào trợ bào; sc: tế bào hỗ trợ.

(b) Lát cắt bào quả ở *Rhodymenia pseudopalmata* (Lamour.) Silva.

(c) Tứ phân bào tử nang ở *Rhodymenia pseudopalmata*.

(d) Tứ phân bào tử nang ở *Palmaria palmata* (Linn.) Stackh.

(Từ Bold, 1978: (a)theo Bliding; (b)theo Sparling; (c) và (d) theo Guiry)

BỘ 5. CERAMIALES

Đây là bộ lớn nhất của Tảo đỏ về số lượng chi. Đặc điểm đặc trưng là tế bào trợ bào hình thành sau khi thụ tinh, cố định từ tế bào hỗ trợ. Đặc điểm nghiêm ngặt nhất của bộ là sự đồng dạng của hệ thống sinh sản cái. Nhánh quả bào luôn luôn có 4 tế bào (H.60a). Thường là một nhánh quả bào đơn độc hình thành trên một tế bào hỗ trợ, nhưng một cặp nhánh quả bào sản sinh trên một tế bào hỗ trợ có ở vài chi thuộc Ceramiaceae và Delesseriaceae. Tế bào hỗ trợ thường là tế bào gần tâm, nó là tế bào cắt ra từ một tế bào trục. Tiếp theo thụ tinh, tế bào hỗ trợ cắt ra tế bào trợ bào, toàn bộ những thành phần trên là cơ quan sinh sản cái (procarpia).

Việc chuyển nhân lưỡng bội thực hiện bởi hai cơ chế khác nhau:

(1) Quả bào có thể cắt ra một tế bào tiếp xúc rồi kết hợp với tế bào trợ bào, kiểu này chiếm phần đông trong Ceramiaceae và Dasyaceae.

(2) Quả bào kết hợp trực tiếp với tế bào trợ bào, kiểu này có hầu như ở tất cả Delesseriaceae và Rhodomelaceae. Thể bào tử quả phát triển từ tế bào trợ bào do phân chia ban đầu của nó thành một chồi sinh sản đầu tiên và một tế bào chân. Chồi sinh sản đầu tiên ở Ceramiaceae cắt ra từ một tới năm thùy sinh sản. Một bằng chứng về chủng loại phát sinh liên tục là trong nó - một kiểu của chồi sinh sản là toàn bộ biến đổi thành bào tử quả; trường hợp trung gian là chuyển khoảng một nửa số tế bào của chồi sinh sản thành các bào tử quả; và trường hợp thứ ba là chồi sinh sản chỉ có ngọn thành bào tử quả.

Chu trình sống của bộ này là giao thế thế hệ đồng hình của giao tử thể và bào tử thể. Giao tử thể đơn tính. Tứ phân bào tử nang có thể là phân chia chữ thập có chắc chắn ở nhiều chi thuộc Ceramiaceae, hoặc phân chia tứ diện ở hầu hết các thành viên của ba họ còn lại của bộ.

1. Thể bào tử quả phơi bày hoặc với một bao bọc lỏng lẻo của các sợi bao quanh; các tế bào trục sinh dưỡng không có các tế bào bao quanh hoặc có vỏ bởi các tế bào không bằng về độ dài với các tế bào trục.....Ceramiaceae

   1. Thể bào tử quả bao bọc bởi cấu trúc chắc, vỏ thủng lỗ; các tế bào bao quanh có chiều dài bằng tế bào trục.....2

      2. Các trục ghép phát triển; tứ phân bào tử nang sinh ra trong túi tứ phân bào tử; các tế bào bao quanh trục cắt ra theo phương thức xoắn theo chiều kim đồng hồ.....Dasyaceae

      2. Các trục chính phát triển; tứ phân bào tử không sinh ra trong túi tứ phân bào tử; các tế bào bao quanh trục không cắt ra theo phương thức xoắn theo chiều kim đồng hồ..... 3

3. Phẳng, thùy dạng lá hình thành phổ biến; không bao giờ có hơn bốn tế bào bao quanh trục; các tế bào bao quanh trục bên phân cắt đầu tiên, tiếp theo bởi các tế bào bao trục xa trục và gần trục (trừ nhóm *Sarcomenia*); tứ phân bào tử nang đầu tiên cắt ra trước vỏ phủ chúng bởi các tế bào phủ..... Delesserianceae

3. Phẳng, thùy dạng lá hình thành ít; tế bào bao trục là bốn hoặc nhiều hơn; xuất hiện liên tục và như vậy cái hình thành cuối cùng đối diện với cái đầu tiên; các tế bào phủ hiện diện đầu tiên tới hình thành tứ phân bào tử nang đầu .....Rhodomelaceae

Hình 60:

Antithamnion [(a) - (c) *A. kylinii* Gardn.]

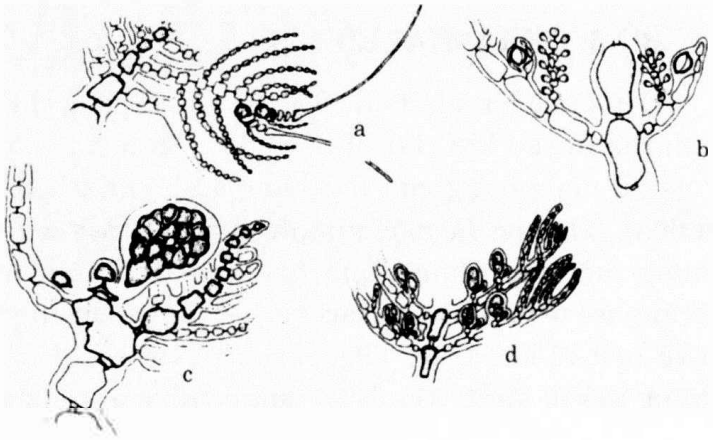
(a) Thể giao tử cái với nhánh quả bào sinh ra trên chỗ phình ra, tế bào gốc của nhánh nhỏ.

(b) Thể giao tử đực với tinh tử nang.

(c) Thể bào tử quả.

(d) Sự sản sinh tứ phân bào tử nang ở *A. defectum* Kyl.

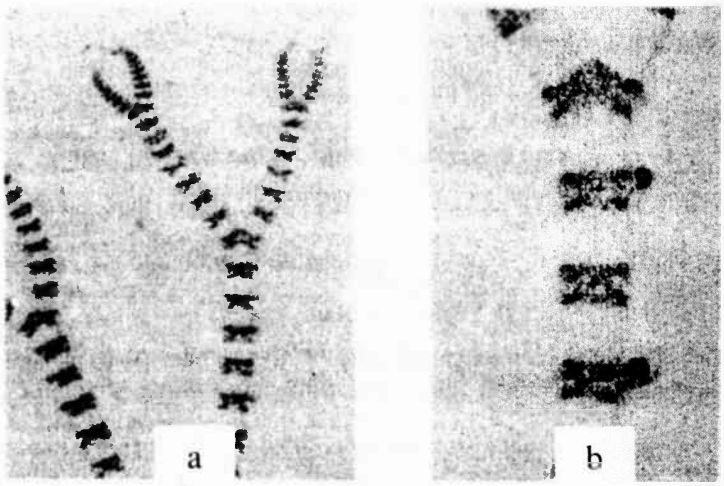
(theo Wollaston - 1972)



HỌ 1. CERAMIACEAE

Họ lớn này bao gồm một số dạng rất nhỏ, mảnh mai như *Callithamnion* và *Antithamnion*, nhưng cũng có dạng lớn, khỏe mạnh như *Ptilota* và *Microcladia*. Các tế bào trục là hoàn toàn trần như ở *Antithamnion* và *Griffithsia* hoặc chúng có thể phủ vỏ ở từng phần như ở *Ceramium* hoặc phủ toàn bộ như ở *Ptilota*. Một đặc trưng khác của họ này là thiếu một vỏ xác định trên chồi sinh sản, hoặc là trần hoặc phủ bởi bao lông lẻo của các sợi cần cỗi.

Chi Ceramium Roth. những sợi trục trung tâm liên kết tế bào lớn với những dải tế bào vỏ nhỏ phát triển ở các chỗ nối của các tế bào trục này. Mở rộng của nút vỏ khác nhau. Một số loài, các dải tế bào vỏ là hạn chế ở các nút (H.61a). Những loài khác như *C. rubrum* (Hust.) J. Ag. các trục bao vỏ hoàn toàn bởi các sợi vỏ sinh trưởng đi lên hoặc đi xuống.



Hình 61: **Ceramium** *(theo Bold - 1978)*

(a) Trục với các dải riêng biệt của nút vỏ
(b) Sản sinh túi tứ phân bào tử

Phân nhánh ở nhiều loài là phân nhánh đôi và đỉnh của tản thường là hình kẹp hoặc giống càng cua. Túi tinh tử sinh ra trên các dải vỏ. Một hoặc hai nhánh quả bào đã sinh ra từ một tế bào bao trục hình thành đầu tiên ở nút. Nếu thụ tinh xảy ra, một thể bào tử quả phát triển, bao bởi một bao lông lẻo của vài nhánh bên. Túi tứ phân bào tử sinh ra ở các nút và tùy thuộc vào loài có thể là nhô ra hoặc hoàn toàn chìm trong vỏ nút.

Vài loài *Ceramium* đã khám phá trong nuôi trồng có chu trình sống giao thế thế hệ kiểu chung của bộ. Edwards đã khám phá một số loài ở phương bắc có các giao tử thể có thể không hữu thụ tùy thuộc vào điều kiện môi trường. Trong nuôi cấy thể giao tử hình thành từ tứ phân bào tử nảy mầm đã trở nên hữu thụ, chứng tỏ chúng có thể sinh sản nếu có điều kiện thích ứng. Cùng với chu trình sống bình thường, một số dạng của *C. strictum* Harv. đã khám phá ra trong nuôi trồng sản sinh bào tử bên, là tổ chức sinh sản tạo bào tử có pha nhân như tản bố mẹ. Các túi bào tử bên này giống bề mặt các chồi sinh sản nhưng thiếu các nhánh bên bao bọc, cho ra thế hệ mới của tản mang túi bào tử bên.

HỌ 2. DASYACEAE

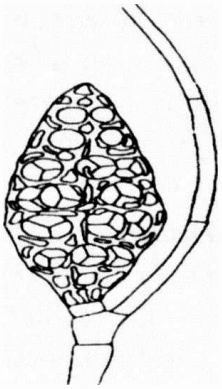
Tất cả các thành viên của họ có gốc ghép phát triển, liên quan tới tế bào đỉnh tiếp tục chuyển chỗ bởi một nhánh bên mà ít nhất chiếm tạm thời vai trò của trục chính. Tiếp tục thay đổi điểm sinh trưởng định rõ đặc điểm phát triển gốc ghép và là trái ngược với phát triển một trục chính, trong trục chính nó tồn tại như là nhân tố chính của sinh trưởng, cắt ra các nhánh bên. Các tế bào bao trục cắt ra trong một đường xoắn theo chiều kim đồng hồ. Năm tế bào bao trục là phổ biến, nhưng bốn hoặc sáu cũng vẫn gặp.

Túi tinh tử sản sinh trên những sợi một hàng không có vỏ của thể giao tử đực. Thể giao tử cái mang các nhánh quả bào bao bọc trong vỏ, luôn là một nhánh quả bào trên một tế bào hỗ trợ. Hai nhóm các tế bào cần cỗi là hiện có trong mỗi cơ quan sinh sản

cái. Thể bào tử quả mang các bào tử quả trong các chuỗi. Tứ phân bào tử nang sinh ra trong các túi tứ bào tử.

Đây là họ nhỏ nhất của bộ, thường gặp hai chi *Heterosiphonia* và *Dasya*.

***Chi Dasya* C. Ag.** (H. 62) có túi tứ bào tử tách biệt mang một số tứ phân bào tử nang.

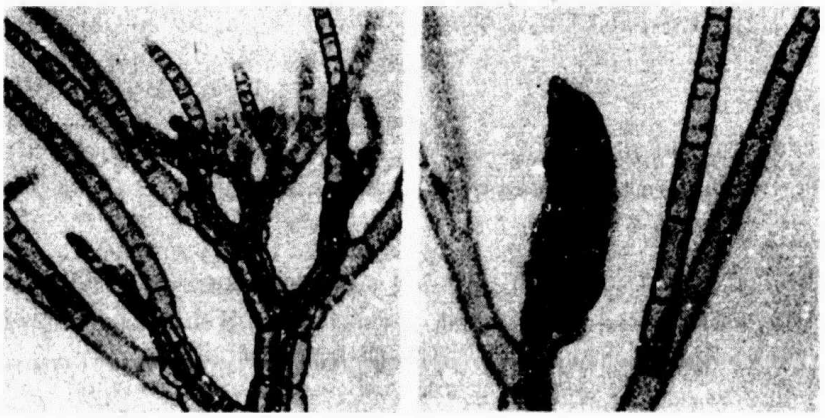


Hình 62: ***Dasya baiilouviana* (Gmel.) Mont.**

Túi tứ bào tử của các tứ phân bào tử nang (*theo Bold - 1978*)

Chi Heterosiphonia Mont. Vài loài của chi này có ở vùng ôn đới và nhiệt đới của Atlantic và Thái Bình Dương. Chi này có thể nghiên cứu dễ dàng do cấu trúc đơn giản và thiếu sự mở rộng của vỏ (H. 63a). Các nhánh cuối cùng là một ống. Năm tế bào bao trục hình thành ở một số khoảng cách từ trục và có vỏ mỏng.

Một kế tiếp của thể tứ phân bào tử (H. 63b) đã đạt được trong nuôi cấy của *H. japonica* Yendo (West, 1970B), hầu hết tương quan với thể bào tử, nhưng các thể giao tử thỉnh thoảng có thu thập được.



a b

Hình 63: ***Heterosiphonia japonica* Yendo.** *(theo Bold - 1978)*

(a) Đỉnh tản nuôi cấy; phân nhánh gốc gép của trục chính nhiều ống.

(b) Túi tứ bào tử có cuống của các tứ phân bào tử nang.

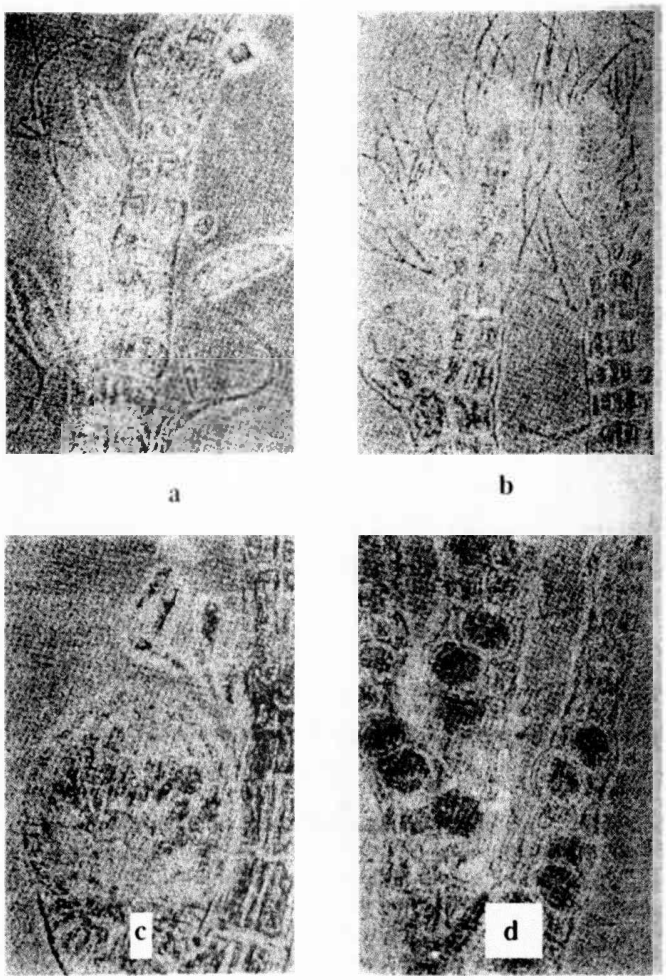
HỌ 3. RHODOMELACEAE

Đây là họ lớn nhất về số lượng chi của Tảo đỏ, có khoảng trên 100 chi. Năm tế bào bao trục là con số cơ bản, trong đó hai tế bào gốc của các nguyên bào lông rễ (nó là các sợi phân nhánh hoặc không, cắt ra từ đỉnh của tản) luôn có 5 tế bào bao trục, trong khi các trục sinh dưỡng có thể có từ 4-24 tế bào bao trục. Các tế bào bao trục cắt ra trong sự xen kẽ liên tục nên cái cuối cùng được hình thành nằm đối diện cái hình thành đầu tiên.

Các cơ quan sinh sản sinh ra trên các nguyên bào lông rễ (trichoblast), chúng là các nhánh ngoại sinh trong đó chúng vươn lên từ một tế bào gần đỉnh trước khi các tế

bào bao trục cắt ra từ các tế bào trục. Túi tinh tử hình thành bằng các con đường khác nhau, tùy thuộc vào chi. Chúng có thể phát triển trên các nhánh không chuyên hóa nhưng phổ biến hơn là trên các nguyên bào lông rễ (H. 64a), túi tinh tử hình thành quần tụ hình trụ. Các nguyên bào lông rễ đực này ở *Laurencia* nằm trong các chỗ lõm, gần đỉnh tản.

Cơ quan sinh sản cái trước khi thụ tinh (H. 64b) khó nghiên cứu nhánh quả bào. Nhánh quả bào có 4 tế bào sản sinh từ một tế bào gần trung tâm trên đoạn thứ hai từ gốc của nguyên bào lông rễ, một cơ quan sinh sản cái đơn độc đối với một nguyên bào lông rễ (H. 66a). Tiếp sau sự thụ tinh, tế bào trợ bào cắt ra từ tế bào hỗ trợ (H. 66b) và tế bào trợ bào này giữ chức năng trực tiếp như là nguyên bào lông rễ đầu tiên (như ở Ceramiaceae) hoặc ngăn vách trở thành một loạt nguyên bào lông rễ đầu tiên (như ở Dasyaceae và Delesseriaceae. Gần như tất cả các tế bào nguyên bào lông rễ đó chuyển thành các bào tử quả rồi cuối cùng sát nhập trong tế bào hòa hợp lớn đơn độc.



Hình 64. Polysiphonia (Theo Bold - 1978)

(a) các nhánh tinh tử nang; (b) nhánh quả bào bao quanh bởi vỏ
(c) bào quả thành thục; (d) tứ phân bào tử nang.

Tứ phân bào tử nang sản sinh bởi một tế bào bao vỏ. Tế bào bao vỏ đầu tiên phân chia dọc, cắt ra hai tế bào vỏ và rồi cắt ra tứ phân bào tử nang ngoại biên. Tứ phân bào tử nang luôn phân chia tứ diện (H.64d).

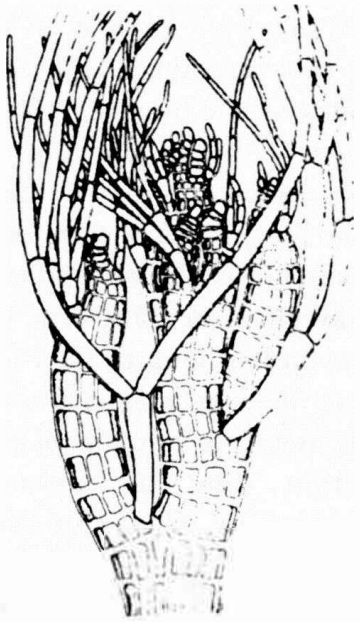
Hầu hết các chi của họ có các tế bào bao vỏ duy trì độ dài tế bào trục đã sinh ra chúng. Một số chi như *Rhodomela, Odonthalia* và *Bostrychia* có các tế bào bao trục phân chia ngang. Một số chi có vỏ lớn mà các tế bào bao vỏ không dễ tìm ra, trừ lát cắt qua đỉnh.

Một số chi ký sinh như *Levringiella*, vẫn duy trì một số sắc tố quang hợp và cao vài cm, như vậy là nó không giảm kích thước như các loài ký sinh khác.

Chi Polysiphonia Grev. Chi này có trên 150 loài, phân bố rộng trong các biển trên thế giới, cấu trúc xuyên tâm, thường phân nhánh tự do (H. 65) với sinh trưởng ở đỉnh và cấu trúc nhiều ống. Tế bào đỉnh cắt ra những mảnh ở gần đầu, các mảnh kéo dài và cắt ra các tế bào bao trục có độ dài như ống trung tâm hoặc tế bào trục. Tùy thuộc vào loài, tế bào bao trục có thể là 4 như phân chi *Oligosiphonia* hoặc tới 24 (phân chi *Oligosiphonia*, bao gồm những loài với hơn 4 tế bào bao trục). Các tế bào bao trục tiếp xúc với tế bào trung tâm bởi hốc tiếp xúc sơ cấp và trở thành tiếp xúc với mỗi một ngoại biên khác cũng như với các tế bào ở ngay trên và ngay dưới chúng bởi hốc tiếp xúc

thứ cấp. Các ống có thể sắp hàng song song với trục dài của tản hoặc chuyển hơi xoắn. Có thể sự hình thành vỏ được cộng thêm, đôi khi làm cho tản rất thô như ở *P. elongata* (Huds.) Harv. và *P. nigrescens* (Huds.) Grev.

Phân nhánh có thể là có nguồn gốc khác nhau. Phân nhánh ngoại sinh vươn lên từ các mảnh ngay dưới tế bào đỉnh và cắt ra trước khi các tế bào bao trục được hình thành. Các nguyên bào lông rễ không màu phân nhánh hoặc không, giống như lông bên ở *Polysiphonia* vươn lên ngoại sinh. Các nhánh vươn lên từ tế bào trung tâm sau khi các tế bào bao trục đã cắt ra là có nguồn gốc nội sinh và chúng không được phổ biến ở *Polysiphonia*. Không giống với các nhánh nội sinh, các nhánh ngoại sinh tiêu biểu có giảm số lượng tế bào bao trục trong phần gốc của chúng. Phân nhánh ngoại sinh hay nội sinh là tiêu chuẩn cho phân biệt loài.



Hình 65: ***Polysiphonia hendryi* var. Gardneri (Kyl.) Hollenb.**

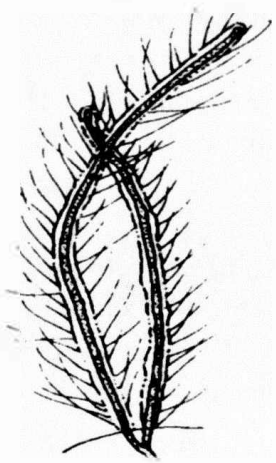
Cấu trúc nhiều ống của các trục một hàng (*Theo Hollenberg - 1942*)

Chu trình sống ở *Polysiphonia* là giao thế thế hệ đồng hình, thể giao tử đơn tính sống tự do. Tản đực mang túi tinh tử trên các nhánh nhỏ đặc biệt (H. 64a), nó tương đương các nguyên bào lông rễ. Các tế bào bao trục của các nhánh bên này cắt ra các túi tinh tử ban đầu, từ nó tinh tử đã nảy chồi ra nhiều. Tản cái cũng mang các nhánh bên ngắn đặc biệt (H.64b), trong đó các sợi bất thụ tạo nên bao hình lư, vỏ qủa trên nhánh qủa bào, nhánh này cắt ra từ một tế bào sinh sản gần trung tâm ở gốc của nhánh bên ngắn. Thể tứ phân bào tử hình thành với một tế bào hòa hợp cơ sở lớn và từ đó nảy chồi thành các bào tử qủa (H.64c). Ở *Polysiphonia* tứ phân bào tử nang hình thành đơn độc trong lớp sinh sản trên tản tứ phân bào tử (H. 64d).

3.2.2. Ngành tảo hai roi lông - Cryptophycophyta

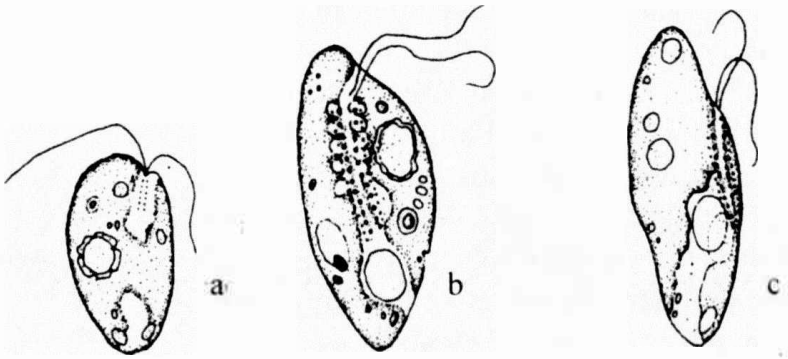
Ngành này nhiều tác giả để thành một lớp của ngành Tảo giáp (Pyrrhophycophyta), trên cơ sở các đặc điểm khác biệt của chúng, chúng tôi thấy quan điểm tách chúng thành một ngành là hợp lý. Việt Nam mới chỉ phát hiện được khoảng 20 loài sống ở nước ngọt. Thể dinh dưỡng là tế bào đơn độc dẹt, phân lưng bụng, bao bởi periplast. Periplast bao gồm một màng sinh chất với các hạt hoặc các sợi vật chất ở bên ngoài và lớp vật chất bên trong, như vậy tạo nên bề mặt có cấu trúc các ô hình 4 hay 6 cạnh. Hai roi vươn ra từ một rãnh hay hốc ở phía bụng, chỗ đi ra của chúng gần với đỉnh trước của tế bào. Hai roi có thể bằng hoặc gần bằng nhau về chiều dài, mang các lông có độ dày và độ cứng như lông của Chrysophycophyta và Phaeophycophyta. Lông thường có trên cả hai roi hơn là chỉ có trên một roi. Hai chi *Cryptomonas* (H. 66) và *Hemiselmis* với roi dài có hai hàng lông đối diện và roi ngắn chỉ mang một hàng lông. Sự khác nhau về độ dài của lông trên roi dài và roi ngắn cũng là một đặc điểm đặc trưng. Hai đặc điểm khác biệt của roi là đặc điểm đặc trưng của ngành này.

Một biên độ rộng về sự khác nhau của thành phần sắc tố giữa các nhóm của ngành này là chắc chắn và một số chi không có màu. Màu của tế bào có thể là đỏ, lam, vàng ô lưu, nâu hoặc lục. Nghiên cứu nuôi trồng của Butcher cho thấy màu sắc có thể thay đổi theo tuổi như *Chroomonas* có màu đỏ lúc còn non, khi già chuyển thành màu hơi lục. Tính không ổn định của màu có thể làm người ta nhầm lẫn trong phân loại.



Hình 66: **Roi của *Cryptomonas ovata* Ehr.**
Hai roi vươn lên từ dưới đỉnh
(từ Bold, 1978; theo Hibberd, Greenwood, Griffiths)

Thường chỉ có một hoặc hai thể màu, trừ chi *Cyanomonas* có nhiều thể màu nhỏ. Thành phần sắc tố có diệp lục a và c; α, β caroten và một số xanthophyl đặc trưng. Sắc tố Biliprotein chịu trách nhiệm cho màu đỏ và lam ở nhiều *Cryptomonas*. Những loài không màu như *Chilomonas paramecium* Ehr. có thể màu trắng, là một tổ chức của tế bào có các hạt tinh bột bao quanh bởi mạng lưới nội chất thể màu.



Hình 67:

(a) *Chroomonas salina* (Wislouch) Butcher.

(b), (c) *Cryptomonas major* Butcher.:
(b) nhìn từ phía trước,
(c) nhìn từ phía bên.

(Theo Butcher - 1967)

Trừ một chi duy nhất ở biển là *Hillea*, tất cả *Cryptomonas* chứa các "bơm phụt" (ejectosome), chúng xuất hiện trên kính hiển vi quang học là các chấm khúc xạ nhỏ, chúng nằm ở các bên của họng, sắp xếp thành hai hàng ở *Chroomonas* (H.67a) hoặc trong vài hàng ở *Cryptomonas* (H.67b,c). Loại bơm phụt nhỏ hơn nằm ở ngoại biên có thể cũng có như ở *Cryptomonas* và *Chroomonas*. Những bơm phụt này tương tự như các túi lông ở *dinoflagellates* và *ciliates*, nhưng vì cấu trúc rất khác của chúng nên bơm phụt đã được công nhận là khác biệt với túi lông.

Bơm phụt khi không hoạt động là một xilanh cấu trúc bởi màng, làm thành một ống trung tâm và một ống xoắn bên ngoài rộng hơn. Khi ống trung tâm dường như bắn ra ngoài, kéo ống xoắn đi dọc theo nó. Khi tế bào khô hoặc trải qua kích thích, các bơm phụt được tháo ra. Sự hình thành các bơm phụt có liên hệ với thể Golgi.

Tinh bột là sản phẩm quang hợp, có nhiều, dạng hạt to đơn độc hoặc dạng nhiều hạt nhỏ, thường ở gần tâm hạch tạo bột và nằm bên trong ngoại biên thể màu, ở chính khoảng không giữa màng thể màu và lớp ngoài mạng nội chất (Bisalputra, 1974).

Điểm mắt có ở một số *Cryptomonas*, ở trong thể màu, bao gồm một lớp đơn độc các hạt, thường chiếm vị trí giữa tế bào, gần nhân và ở ngoại biên thể màu.

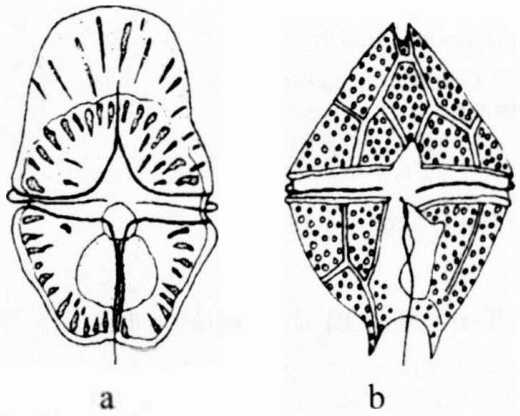
Các thành viên của ngành này có cả ở nước ngọt và nước mặn. Một số loài nước mặn như *Chroomonas salina* thích nghi độ mặn rộng, chịu đựng được hồ mặn cũng như vùng nước mở của sông. Hầu hết là quang tự dưỡng, nhưng hoại sinh cũng có. Một số loài tự dưỡng nhưng có đòi hỏi các vitamin khác nhau. Bơi tự do là phương thức thông thường, pha palmella có thể cũng hình thành, các tế bào không chuyển động nhưng vẫn giữ lại roi, quấn chặt quanh tế bào trong tập đoàn nhầy. Một số thành viên của ngành sống cộng sinh với động vật, cư trú trong mô của vật chủ không xương sống hoặc bên trong *ciliates* biển nhất định. Hiện tượng "nở hoa" của chúng gây nên thủy triều đỏ (Barber và các cộng sự 1969). Phương thức sinh sản chủ yếu là chia dọc tế bào, tế bào con hoặc bơi tự do hoặc không vận động, sinh sản hữu tính không rõ ràng.

Ở giai đoạn sinh dưỡng, màng tế bào nghỉ hay bào xác có thể là tiêu chuẩn phân loại cho các tác xôn bậc nhỏ.

3.2.3. Ngành Tảo hai rãnh - Dinophycophyta (Pyrrhophycophyta)

3.2.3.1. Đặc điểm sinh học

Ngành này cũng còn có tên là ngành Tảo giáp, có thể do vách tế bào chia làm nhiều mảnh. Theo chúng tôi đặc điểm có hai rãnh trên tế bào của chúng là đặc trưng đặc sắc nhất, do vậy nên gọi là Tảo hai rãnh thì hợp lý hơn. Việt Nam hiện đã phát hiện được khoảng 150 loài ở cả nước ngọt, nước lợ và nước mặn (Tôn Thất Pháp, 2001). Ngành bao gồm các tảo đơn bào có hai roi, hầu hết có khả năng chuyển động. Dạng không chuyển động là do thích nghi với nơi sống của chúng, bao gồm các dạng hạt, palmella, amíp và tập đoàn dạng sợi. Sự đa dạng về hình thái là do đa dạng về dinh dưỡng. Bên cạnh kiểu tự dưỡng quang năng, kiểu dinh dưỡng dị dưỡng cũng phát triển trong ngành này như hoại sinh, ký sinh, cộng sinh và toàn dưỡng cũng thấy có. Nhiều tác giả gọi nhóm các loài có khả năng quang hợp là "phytoflagellates", nhóm này chiếm khoảng 40-60 số loài của ngành và nhóm các loài không có khả năng quang hợp là "zooflagellates" (Taylor, 1987).



Hình 68:

(a) *Gymnodinium mirabile* Penard, một kiểu trần (theo Kofoid và Swezy)

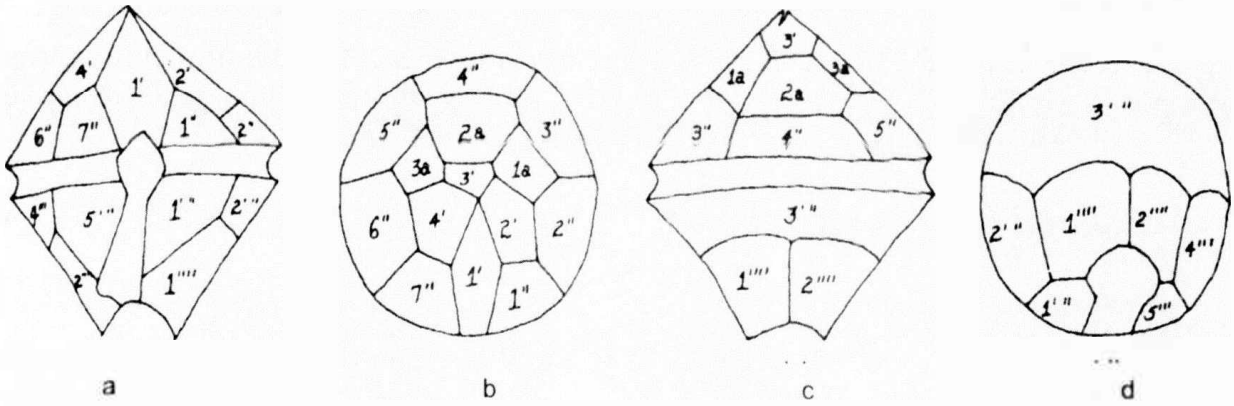
(b) *Peridinium conicoides* Paulsen, kiểu có vỏ. (từ bold - 1978, theo Kamaji)

Thành phần sắc tố có chlorophyl a, c; β-caroten và các xanthophin đặc trưng như peridinin, neoperidinin, dinoxanthin và neodinoxanthin. Sản phẩm đồng hóa là tinh bột. Vách tế bào nếu có thì trước hết là xenluloza. Nhân của ngành này có điểm khác biệt là nhiễm sắc thể không trải qua thời kỳ co và giãn nhưng thường xuyên duy trì cô đặc, do vậy có thể thấy được ở tất cả các giai đoạn của chu trình nhân.

Một đặc điểm đặc trưng về roi của ngành này là không giống nhau về hình thái và động lực, nó hoạt động độc lập. Lớp Dinophyceae có hai roi nằm trong các rãnh hoặc ở các chỗ lõm (H. 68). Một roi hướng ra đầu sau nằm trong rãnh dọc (sulcus), roi kia nằm

trong rãnh ngang (girdle hoặc cingulum) bao quanh tế bào ở chính giữa hay lệch về một cực. Nhờ hai roi mà tế bào vừa chuyển động quay vừa tiến về phía trước.

Sự phân loại đã dựa trên cấu tạo màng tế bào sinh dưỡng, pha nào đó của chu trình sống như giai đoạn nghỉ hoặc bào xác. Tế bào có thể là trần hoặc có vỏ chia làm một số bản. Hầu hết các nhà điều tra đều đồng ý là vỏ tế bào bao gồm vài lớp màng. Bốn màng tách biệt đã được khám phá ở *Ceratium*, một màng bên trong bản, một màng vỏ, một màng bên ngoài bản và màng tế bào. Số lượng và cách sắp xếp của các bản trong vỏ là một tiêu chuẩn tốt nhất trong phân loại tảo có vỏ của ngành này. Công thức và cách sắp xếp các bản là đặc biệt hữu dụng cho phân loại trong Peridiniales. Đai giữa chia tế bào làm hai vỏ trên và vỏ dưới, đối với bọn không có vỏ là nón trên và nón dưới. Vỏ trên được chia vào hai loạt ngang đầy đủ: đỉnh (') và trước đai ("), chúng được đếm từ phía bụng trong một vòng xoáy liên tục theo kim đồng hồ khi nhìn từ đỉnh trước. Một loạt không đầy đủ của các bản trên bề mặt lưng của vỏ trên xảy ra ở một số chi; các bản này đánh số từ 1 tới 3, được gọi là các bản xen giữa phía trước (a). Vỏ dưới cũng chia thành hai loạt ngang: sau vành đai ("') và đối đỉnh (""). Vỏ dưới của một số chi bao gồm một loạt thiếu, các bản xen giữa đỉnh đối (p). Công thức sau là có ở các loài của *peridinium*: 4'3a 7" 5"' 2"", trên hình 69 trình bày sự sắp xếp. Một số chi (kể cả *Peridinium*) là lớn và các loài chứng minh một mức độ thay đổi trong các kiểu bản của chúng. Tùy theo các kiểu bản trong chi *Peridinium* cũng như toàn bộ có thể biểu lộ bởi công thức sau: 2-5' 0-8a 6-7" 5-6"' Op 2"". Các bản vỏ cũng có thể có ở trong đai và rãnh, nhưng vùng này là rất khó phân tích. Hầu hết chi có 6 bản trong đai, ký hiệu là 6C. *Ceratium* và *Peridinium* có thể có 4 bản đai. Số lượng bản ở đai và rãnh ở nhiều chi vẫn chưa rõ. Hai bản đặc biệt hữu dụng trong định loại loài cho chi *Peridinium* có tên là bản đỉnh thứ nhất và bản xen giữa đỉnh thứ hai. Các bản này có thể là bốn, năm hoặc sáu mặt và được đặt tên là ortho, meta và para.

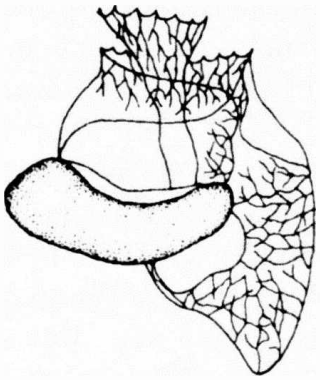


Hình 69. **Peridinium**

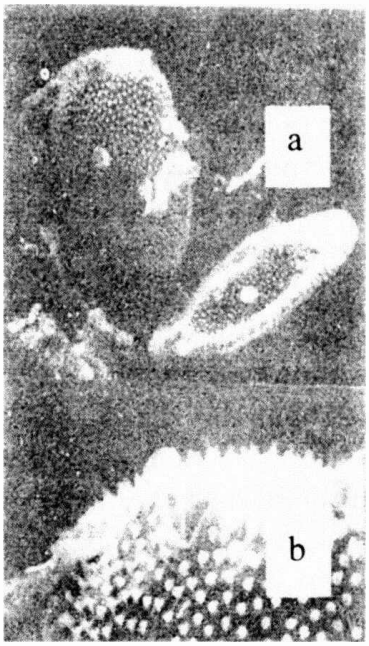
(a) nhìn phía bụng, (b) nhìn từ đỉnh, (c) nhìn từ lưng, (d) nhìn từ đỉnh đối (*theo Bold - 1978*)

Dinophysiales là một bộ có vỏ với hình thái bản và sự sắp xếp hoàn toàn khác với Peridiniales. Tất cả các chi của bộ có tổng số bản là 18 và có vỏ dưới tương đối lớn và vỏ trên tương đối nhỏ. Vỏ dưới bao gồm 4 bản, 2 trong chúng là rất lớn. Tuy nhiên các thành viên của Peridiniales hướng làm bẹt lưng bụng còn các thành viên của Dinophysiales hướng làm bẹt bên. Phần lồi dễ thấy, phát triển thành cánh hoặc "các dải", có thể phát triển từ các vùng đai, ở một số chi như *Ornithocercus* và *Histioneis*

(H.70) dải đai hình thành một phòng rỗng lớn, trong đó các tế bào Vi khuẩn lam cộng sinh có thể ẩn náu. Các chi của ngành này đã phân bố ở vùng biển nhiệt đới, trong đó nồng độ nitrát có thể là một nhân tố giới hạn, do đó suy đoán chúng có quan hệ tương hỗ với Vi khuẩn lam, nó có thể cố định nitơ thành dạng sử dụng được, cung cấp ammonia cho chủ *Dinoflagellatae*.



Hình 70: ***Histioneis pietschmannii*** **Bohm.**
Giải đai phồng lên thành một phòng (theo Wood - 1954)



Hình 71:
(a) Nhìn bên ngoài qua kính hiển vi điện tử,
(b) Các gai nhỏ trên bề mặt.
(Từ Bold, 1978, theo Dr. Maria A)

Bộ thứ ba là Prorocentrales có cấu trúc vỏ đơn giản hơn Peridiniales và Dinophysiales. Thay thế sự phức tạp của các loạt nối, vỏ của Prorocentrales có thể bao gồm chỉ hai bản lớn hoặc các mảnh vỏ. Lỗ cho roi có thể nằm trên một mảnh vỏ hoặc roi có thể nổi lên giữa các mép đằng trước của hai vỏ. Sự sắp xếp xen kẽ đã phân cắt ra bản nhỏ (hoặc các bản nhỏ) thêm vào các vỏ lớn và các lỗ roi có thể nằm trên bản thứ ba này.

Trên các bản của vỏ ở các bộ của nhóm có vỏ có thể được trang trí như mang các gai (H.71b) và 72a), lằn gợn hoặc hình mắt lưới (H.72c) hoặc chúng có thể đục lỗ với các cửa mở cho tuôn đổ của các túi lông, hoặc kết hợp của các kiểu trên.

HÌNH THỨC SINH SẢN

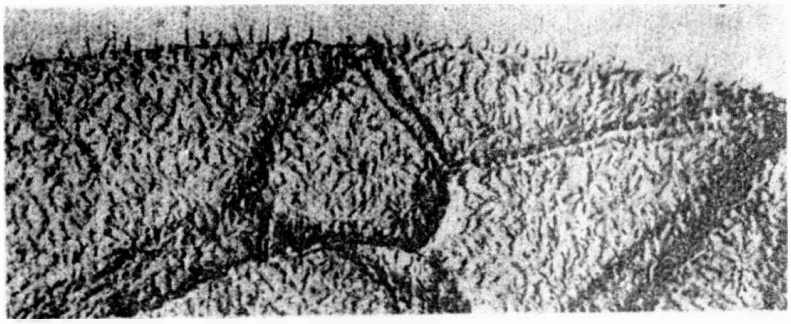
a. Sinh sản vô tính

Sinh sản vô tính phổ biến là phân đôi tế bào theo chiều dọc, chiều ngang hay xiên của tế bào mẹ với ba cách chia như sau:

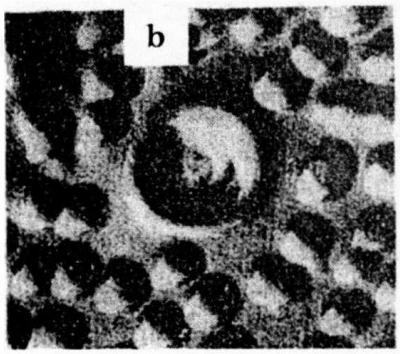
- Đối với *tế bào trần* sự phân chia là quá trình co thắt
- Đối với *tế bào có vỏ* tế bào thì bằng hai cách là thứ nhất trước khi phân chia vỏ tế bào rụng đi gọi là quá trình lột, sau đó mỗi tế bào con phải tổng hợp vách mới hoàn toàn. Cách thứ hai thấy ở chi *Ceratium*, trước khi phân chia vách tế bào nứt làm hai hay ở chi *Prorocentrum* và *Dinophysis* trước khi phân chia hai mảnh vỏ tách ra, mỗi nửa nội chất nhận một nửa vách tế bào mẹ và tổng hợp nửa vách còn thiếu (H.73). Khi phân chia ngang hay xiên thì thường đường phân chia đi qua vùng mà từ đó roi mọc ra.

Một số loài sống thành tập đoàn dạng sợi như trong chi *Dinothrix* là do tế bào phân chia nhưng không tách ra. Có các dạng sợi không thực sự tạo thành mà do các tế

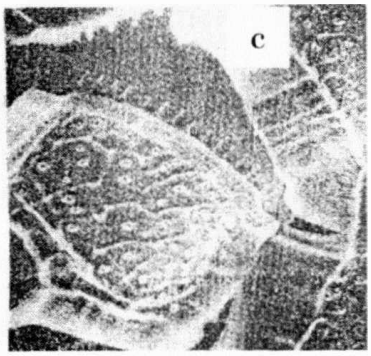
bào được giữ với nhau trong một chuỗi lỏng lẻo như ở chi *Ceratium* và *Goniaulax*, các tế bào có thể tách khỏi nhau dễ dàng.



a



b



c

Hình 72:

a, b: *Ensiculifera loeblichii* Cox et Arnott.

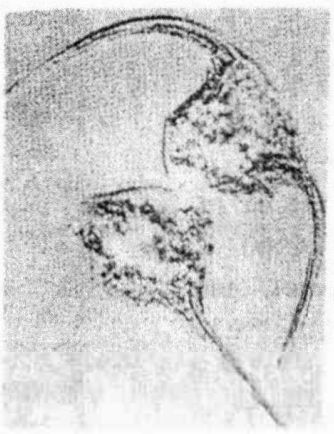
(a) bản sao cacbon của vỏ chỉ ra 4 bản đầu tiên cho sự mở rộng của chúng.

(b) một lỗ túi lông đơn độc bao quanh bởi các gai.

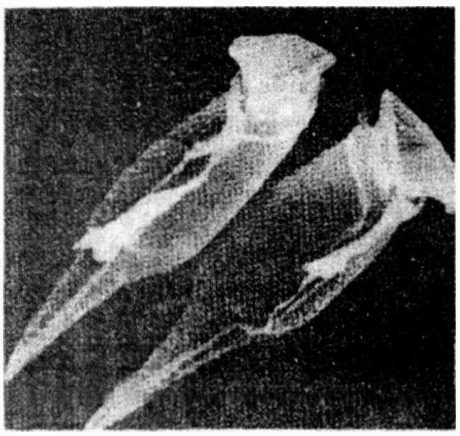
(c) *Peridinium cinctu* O. F. Muell. Her.

Bản đơn độc chỉ ra mắt lưới và các lỗ túi lông và các vùng của bản mở rộng

(theo Cox và Arnott, 1971)



a



b

Hình 73:

(a) *Ceratium tripos* (O.F. Muell) Nitzsch. Hai sản phẩm chia đôi vẫn còn gắn vào nhau, mỗi tế bào mới duy trì một nửa vỏ của cha mẹ và tái sinh nửa kia,

(b) *Dinophysis sp.* Hai sản phẩm phân chia, mỗi một duy trì một vỏ bố mẹ và sản sinh vỏ thứ hai.

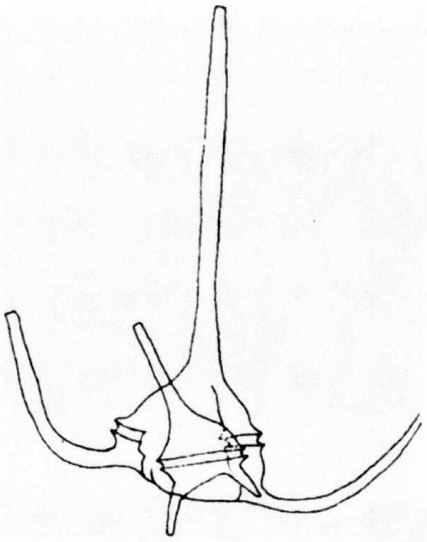
(Theo Wetherbee - 1975)

b. Sinh sản hữu tính

Một số loài sinh sản hữu tính có cả đẳng giao và dị giao, nhưng chủ yếu là đẳng giao, đồng tản hay dị tản. *Ceratium tripos* (O.F.Muller) Nitzch. có các dạng nhỏ đã được mô tả như giai đoạn còn non hay phụ thuộc, nhưng chúng chính là giao tử đực (H.74). Khi giao tử đực đã xâm nhập vào trong tế bào cái, hợp tử vẫn chuyển động.

Hợp tử của *C. cornutum* (Her.) Clap. et Lachm. là bào xác nghỉ, một số loài khác hợp tử không chuyển động và không có vách. Khi môi trường thiếu hụt vừa phải nitơ, các loài nước ngọt của chi *Peridinium* sinh sản hữu tính. Các tế bào bố mẹ giải phóng các tế bào nhỏ không có vách, chúng hoạt động như các giao tử. Các cặp giao tử định cư từng đôi một và hòa vào nhau, nhưng vẫn duy trì vận động. Quá trình hòa vào nhau hoàn tất trong khi giao tử chuyển động. Một vỏ giáp đã được tạo bởi hợp tử trong khoảng 24 giờ sau quá trình hòa trộn hoàn tất và hợp tử vách dày duy trì vận động

trong khoảng 12-13 ngày sau, mặc dù nhân của các giao tử đã không kết hợp. Sau đó hợp tử nghỉ khoảng hai tháng. Khi hợp tử "nảy mầm" nhân của hợp tử phân chia giảm nhiễm, một tế bào dinh dưỡng đơn độc lồi lên từ hợp tử ngủ có vách rất dày, cũng có loài như ở *Gymnodinium* từ hợp tử ngủ giải phóng ra một động bào tử, sau đó nó phân chia hai lần nữa, còn hợp tử ngủ của *Woloszynskia* quá trình phân chia nhân xảy ra ngay trong hợp tử và giải phóng ra 4 động bào tử.

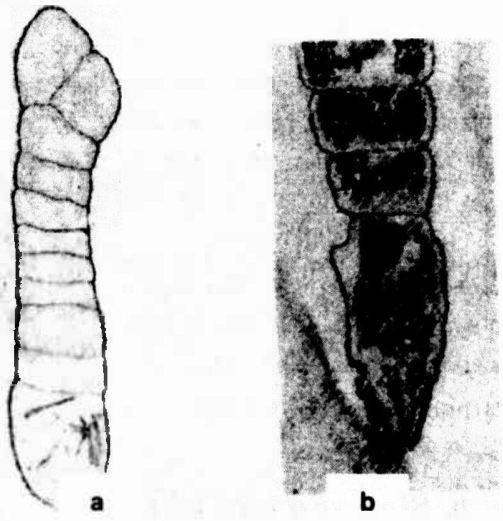


Hình 74: ***Ceratium horridum*** **(Cleve) Gran.**
Quá trình tiếp hợp, tế bào đực nhỏ gắn vào vùng bụng của tế bào cái *(theo Stosch, 1965)*

DINH DƯỠNG

Ngoài kiểu dinh dưỡng quang tự dưỡng thì kiểu dị dưỡng ký sinh cũng phát triển ở ngành này. Các loài ký sinh thường có cấu trúc cực kỳ đặc biệt. Một số chi như *Myxodinium* (Cachon, 1969), *Blastodinium* (Soyer, 1971) và *Syndinium* (Ris và Kubal, 1974) có kiểu nhân của ngành, một số chi khác như *Paradinium* (Cachon, 1968) và *Amoebophyra* (Cachon và Cachon 1970) không có cấu trúc nhân kiểu ngành này, có thể ở đây đã có sự phân loại sai.

Có cả nội ký sinh và ngoại ký sinh đã được khám phá. *Haplozoon* có khoảng trên 10 loài ký sinh trong ruột giun đốt, *H. axiothellae* Siebert (Siebert, 1973) có tổ chức tập đoàn (H. 75a) và có ba kiểu tế bào: tế bào dinh dưỡng (trophocyte), một tế bào đỉnh đầu gắn nó vào màng ruột (H.75b); tế bào sinh dục (gonocyte) một tế bào ở giữa trong vùng phân chia (H.75c); và tế bào sinh bào tử (sporocyte), kiểu tế bào sinh sản, ở đây nhân phân bốn và rụng đi. Tế bào bao phủ vỏ và nhiễm sắc thể cô đặc suốt kỳ nghỉ (Siebert và West). Hầu hết các loài của chi *Blastodinium* sống trong ruột của copepod biển. Một loại có tế bào hình cầu màu vàng đặt tên là *Zooxanthellae*, chúng sống cộng sinh với rất nhiều loài động vật không xương sống biển như Hải miên, Sứa, Huệ biển, San hô, chân bụng, turbellarian và một số động vật phân cắt bao gồm *Ciliates, Radiolaran* và *Foraminiferan*. Các tế bào hình cầu này có màng periplast mỏng bao quanh, chúng có thể chuyển thành động bào tử trần giống như ở chi *Gymnodinium*, qua đó để lộ mối liên quan của chúng với Dinophycophyta. Theo Taylor, *Zooxanthellae* phân lập từ nhiều vật chủ khác nhau và từ nhiều vùng địa lý, chúng có thể có kích thước khác nhau nhưng trong nuôi cấy thí nghiệm chúng không



Hình 75: ***Haplozoon axiothellae*** **Siebert.**
(a) Tập đoàn gồm tế bào trophocyte, hàng tế bào gonocytes và một cặp tế bào sinh bào tử (đầu trên),
(b) Gắn vào màng ruột vật chủ
(Theo Siebert)

khác nhau về kích thước. Tuy nhiên phần lớn *Zooxanthellae* có động bào tử giống kiểu *Gymnodiniod* thì được xem là *Symbiodinium*. Một loại khác cộng sinh với tập đoàn thủy tức *Velella velella* có động bào tử giống kiểu *Amphidinium* thì được xem là *Endodinium*. Nhưng do không công nhận một chi riêng cho *Zooxanthellae* nên Taylor đã chuyển *Symbiodinium* tới *Gymnodinium* và *Endodinium* tới *Amphidinium*. Tuy nhiên sự chuyển này cũng còn nhiều ý kiến phản đối. Nhiều thí nghiệm đã chứng tỏ 60% sản phẩm quang hợp của *Zooxanthellae* đã chuyển cho vật chủ (Von Holt và cộng sự, 1968). Tuy nhiên mức độ phụ thuộc của vật chủ vào *Zooxanthellae* là tùy loài, như Huệ biển (Hải quỳ) dinh dưỡng kiểu bắt mồi thì sự phụ thuộc của nó vào *Zooxanthellae* là không rõ, vì làm kiệt thức ăn bên ngoài thì hầu hết chúng bị chết. Ngược lại, bọn ruột khoang *Zoanthius* thì sự cung cấp của *Zooxanthellae* đã thỏa mãn nhu cầu của chúng. Một số san hô duy trì lưỡng thực nhưng nếu thiếu *Zooxanthellae* cộng sinh chúng sẽ bị chết.

Kiểu dinh dưỡng toàn dưỡng hay thực bào, là kiểu dinh dưỡng động vật thấy có ở *Gymnodinium, Gyrodinium, Peridinium, Crypthecodinium* và *Ceratium*. Trong một loài ở biển và một loài ở nước ngọt của *Ceratium* là toàn dưỡng và có kèm theo quang hợp (Norris, 1966; Dodge và Crawford, 1970B). Vùng bụng của *Ceratium hirundinella* (O. F. Mueller) Schrank, một loài nước ngọt không có vỏ, thức ăn lấy qua lỗ rãnh thấy rõ.

PHÂN BỐ VÀ VAI TRÒ CỦA NGÀNH TẢO HAI RÃNH

Tảo hai rãnh hiện đã phát hiện được trên 2000 loài đang sống và khoảng 2000 loài hóa thạch. Chúng phân bố cả trong nước ngọt, nước lợ và nước mặn, nhưng phần lớn loài là ở nước lợ và nước mặn. Trong các biển và đại dương ngành tảo này thường là một trong hai ngành quyết định năng suất sơ cấp, thường thì chúng đứng vị trí thứ hai, nhưng một số loài có khả năng phát triển mạnh gây hiện tượng nước "nở hoa" thì khi đó chúng lại giữ vị trí quyết định năng suất thủy vực. Nhiều loài của các chi *Prorocentrum, Gymnodinium, Goniaulax, Ceratium* và *Cochlodinium* là nguyên nhân gây nên hiện tượng thủy triều đỏ khi chúng phát triển đạt tới mật độ 1-20 triệu tế bào trong một lít nước. Ở Việt Nam tổng số loài từ nghiên cứu đầu tiên về ngành này của Rose (1925) cho tới nghiên cứu mới nhất của Chu Văn Thuộc (2002) đã phát hiện được khoảng 150 loài sống trong nước ngọt và biển. Trong số này có tới 40 loài theo tài liệu của thế giới là có sản sinh độc tố, riêng ở vịnh Bắc Bộ theo Chu Văn Thuộc có 36 loài có độc tố.

a. Độc tố

Một số loài của ngành sản sinh độc tố, Taylor (1987) đã thống kê được trên 20 loài chứa độc tố. Các nhóm độc tố chủ yếu đã được phát hiện trong ngành tảo này là:

- *Nhóm độc tố Gonyaulax* gây nên ngộ độc thần kinh (PSP), bao gồm các loại độc tố: Saxitoxin, Neosaxitoxin, Gonyautoxin-I, Gonyautoxin-II, Gonyautoxin-III, Gonyautoxin-IV, Gonyautoxin-V, Gonyautoxin-VI, Gonyautoxin-VII, Gonyautoxin-VIII. Sản sinh ra các độc tố này là một số loài thuộc các chi *Alexandrium, Pyrodinium*. Nhóm độc tố này ngăn chặn sự vận chuyển bình thường qua các xinap thần kinh cơ do gây trở ngại vận động của các ion natri qua các màng dễ bị kích động (Kao, 1972).
- *Độc tố Gambierdiscus* do loài *Gambierdiscus toxicus* sản sinh ra.

- Một số độc tố khác mang tên loài hay nhóm loài đã sản sinh ra chúng, bao gồm:
  + Độc tố *Prorocentrum lima*;
  + Độc tố *Prorocentrum minimum* var. *mariae-lebouriae*;
  + Độc tố *Prorocentrum micans* và *Peridinium minimum*;
  + Độc tố *Peridinium polonicum;*
  + Độc tố *Dinophysis fortii*;
  + Độc tố *Gonyaulax monilata*.

Ngành này đã được thừa nhận rộng rãi là nguyên nhân chính gây nên hiện tượng "thủy triều đỏ". Khi hiện tượng xảy ra nó như tô điểm cho đại dương, tạo nên các miếng vá trải ra tới vài km^2 có màu đỏ, đỏ nâu hay vàng. Hiện tượng này thường xảy ra ở vùng kín gió, lúc đó mật độ tế bào trong nước đạt từ 1-20 triệu tế bào trong một lít nước. Những loài gây nên hiện tượng này thường thuộc các chi *Prorocentrum, Gymnodinium, Gonyaulax, Ceratium* và *Cochlodinium*. Hiện tượng "thủy triều đỏ" thường kèm theo sự đầu độc động vật thủy sinh do các loài này có sản sinh độc tố. Cũng có trường hợp "nước nở hoa" nhưng không gây độc hại là do loài gây nên hiện tượng này không sản sinh độc tố. Một số loài trở nên cực kỳ độc khi sống trong ống tiêu hóa bọn hai mảnh vỏ, như *Goniaulax catenella* sống trong ống tiêu hóa của trai có thể gây nguy hiểm cho người ăn trai khi mật độ của chúng chỉ có 100 – 200 tế bào trong một lít nước. Tác dụng độc thường biểu hiện ở người sau khi ăn trai khoảng 12 giờ, có thể gây chết người do tác dụng độc tố làm ngưng hô hấp và hoạt động của tim. Các nghiên cứu trên Ngán (*Disinia japonica*), Vẹm xanh (*Mytilus smaragdinus*) lấy ở vịnh Hạ Long và Đồ Sơn nước ta cho thấy hàm lượng độc tố DTX_1 đạt tới 407µg/g và 312µg/g. Hàm lượng này vượt quá tiêu chuẩn cho phép khai thác của thế giới từ 1,7 – 2,3 lần (Đặng Đình Kim, 1999).

b. Các cơ quan đặc biệt

Nhiều cấu trúc của tế bào chất không bình thường có ở *Dinoflagellates*. Những loài nước ngọt và một số loài nước mặn có không bào co bóp (pusule), nằm gần gốc roi, với cửa nhỏ mở ra ngoài. Trong điều tra 40 loài cho thấy pusule có cấu trúc cơ bản là một hệ thống các bọng giới hạn bởi hai màng ép nén. Màng trong là màng sinh chất đã lộn vào từ kênh roi. Pusule có thể gồm có một bọng đơn giản, hoặc có thể là phức tạp hơn, làm nên các bọng dẫn vào một khoang thu thập tiếp xúc với kênh roi. Pusule có vai trò điều hòa áp suất thẩm thấu.

Khác biệt với các ngành tảo khác về tính đa dạng của điểm mắt hoặc các cơ quan mẫn cảm ánh sáng trong phạm vi từ tập hợp đơn giản của các giọt lipit chứa carotenoid không có liên hệ nào tới màng tới phức tạp hơn là lớp các giọt lipit bao quanh bởi màng bao.

Túi lông (trichocyst) có thể có ở tất cả *Dinoflagellates,* cả bọn trần và có vỏ. Các túi lông này đã tỏa vào môi trường do quá trình hydrat hóa, cấu trúc có protein giống cái que, dài tới 200 µm, dài hơn nhiều so với tế bào sinh ra nó. Túi lông nảy sinh trong các túi từ các thể lưới, đầu tiên xuất hiện như các tinh thể kéo dài ở trong một màng đơn độc. Chúng chuyển tới bề mặt tế bào, nếu tế bào có vỏ tự nó tạo ra các lỗ túi lông hẹp do đục các bản vỏ (H. 72b).

Thích ty bào (lông châm giả - nematocyst) là các cơ quan bài tiết phức tạp chỉ có ở hai chi của *Dinoflagellate* là *Nematodinium* và *Polykrikos*. Cũng chỉ có 8-10 thành viên của nematocyst có cơ quan này trong tế bào.

Thể dịch nhầy nằm ngay dưới màng tế bào và là các túi đơn thuần của các dịch nhầy. Chúng thường tập hợp lại trong vùng họng và sự tiết của chúng tương quan với sự tồn tại ưa cát của các loài này, làm cho dễ dàng gắn tế bào vào các hạt cát dọc bờ biển.

3.2.3.2. Phân loại

Ngành được chia 5 lớp, 18 bộ. Hai lớp Ebriophyceae và Ellobiophyceae nhỏ và nghèo. Nhiều tác giả ghép Dinophyceae và Desmophyceae làm một lớp Dinophyceae. Lớp thứ năm là Syndiniophyceae gồm các loài ký sinh nội bào.

LỚP 1. EBRIOPHYCEAE

BỘ EBRIALES

Tế bào không màu, hai roi, thiếu vỏ cứng ngoài, có bộ xương silíc hóa ở bên trong.

LỚP 2. ELLOBIOPHYCEAE

BỘ THALASSOMYCETALES

Các tế bào ký sinh, bám, thiếu vỏ nhưng có màng mỏng; giai đoạn chuyển động kiểu gymnodinioid.

LỚP 3. SYNDINIOPHYCEAE

BỘ SYNDINIALES

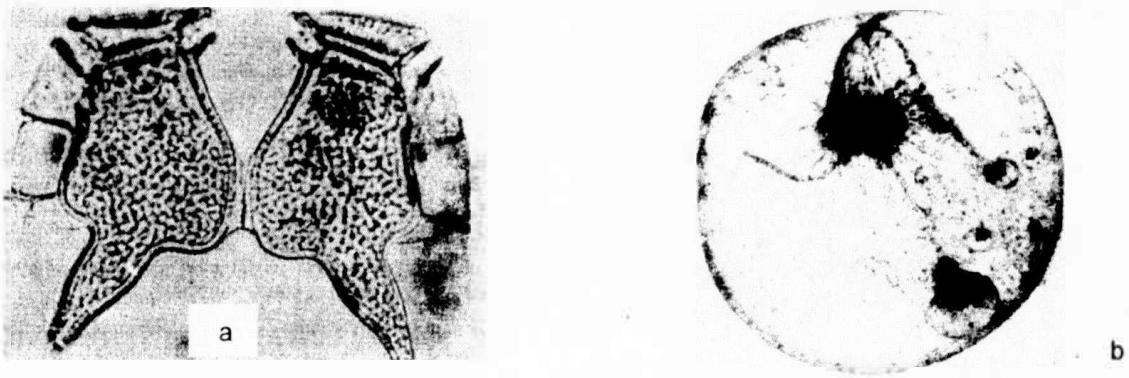
Các tế bào ký sinh, không phủ bởi các bản xenluloza; nhiễm sắc thể kiểu chữ V và với số lượng của protein cơ bản; giảm phân đã quần tụ với trung tử.

LỚP 4. DINOPHYCEAE

Tế bào vận động hai roi, một roi nằm trong rãnh ngang và một roi nằm trong rãnh dọc. Roi nằm trong rãnh dọc có một phần thò ra ngoài tế bào ở đầu sau. Lớp này có tới 12 bộ với các bộ quan trọng sau:

BỘ 1. DINOPHYSIALES

Chi Dinophysis Ehr. (H.76a) phân bố rộng ở vùng nhiệt đới và á nhiệt đới. Tế bào thắt lại ở bên và có một nếp gấp ở gần đỉnh trước là kết qủa của mảnh vỏ mặt ngắn. Mảnh vỏ mở rộng từ nếp gấp ở nhiều loài có dạng cánh, là bộ phận tăng cường khả năng nổi. Vách tế bào gồm 18 mảnh, trong đó có hai mảnh trong số 4 mảnh của nửa sau là rất lớn.



Hình 76:

(a) *Dinophysis* sp. (*theo Bold*);

(b) *Noctiluca* mang một xúc tu giống roi (từ bold, 1978, theo Dr. Richard Zingmark)

BỘ 2. GYMNODINIALES

Chi Gymnodinium Stein. (H.68a) phân bố từ vùng ôn đới tới nhiệt đới trong nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Tế bào có nếp gấp ở giữa, có thể là vòng toàn vẹn với điểm gặp ở mặt bụng hay hơi chếch bên. Như tên của chi là gồm các loài trần. Dinh dưỡng có thể là dị dưỡng, toàn dưỡng, loài tự dưỡng có màu vàng đến vàng tối hay màu nâu.

BỘ 3. NOCTILUCALES

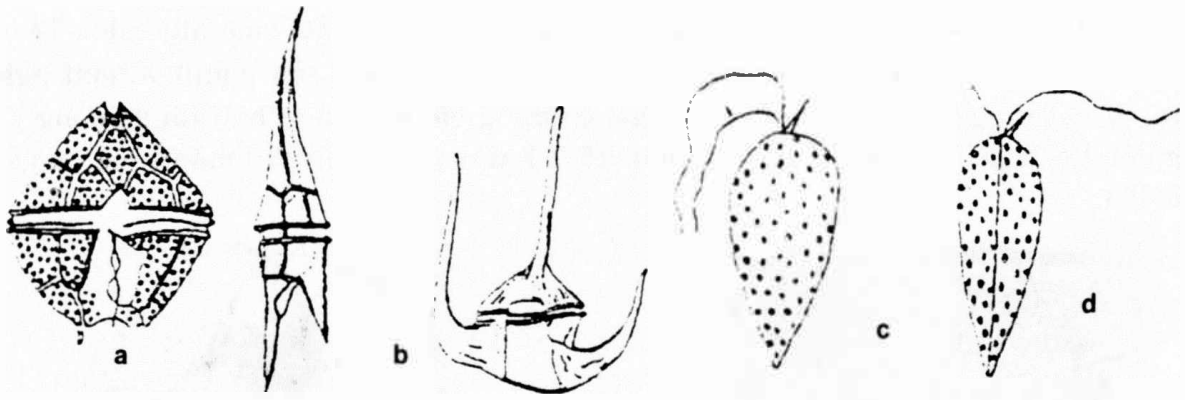
Chi Noctiluca Suriray (H.76b) là một trong các chi đặc sắc tìm thấy trong thành phần phù du vùng neritic bởi kích thước lớn của chúng (tới 2mm đường kính), tế bào hình cầu trần hay hơi hình cầu với các xúc tu đặc trưng. Tế bào có nhiều không bào và các sợi nguyên sinh chất đi ra từ khối nhân trung tâm có thể thấy được rõ ràng. Rãnh ngang tiêu giảm chỉ còn thấy giống như răng, rơi dọc rất nhỏ nhưng rãnh phát triển sâu là nơi giữ thức ăn. Dinh dưỡng kiểu toàn dưỡng, chúng ăn các loài khác của ngành. Loài *Octiluca miliaris* Sur. phát quang, loài này và loài *Goniaulax polyedra* phát quang ở vùng ven bờ, còn các loài khác của ngành phát quang ở vùng biển khơi.

Tế bào của *Notiluca* có thể bơi thẳng lên bề mặt của nước là nhờ đặc tính sinh lý của chúng hấp thụ chọn lọc, loại trừ các ion hóa trị 2 nặng (canxi, sulphat) và tích lũy ion nhẹ (natri, ammonium) trong tế bào chất.

Sinh sản hữu tính có thể thực hiện bằng phân đôi dọc tạo hai giao tử hay nhân của tế bào phân chia nhiều lần cho ra hàng nghìn nhân con và ít nhất tồn tại được 256 nhân, chia thành 4 nhóm để hình thành nên các đẳng giao tử.

BỘ 4. PERIDINIALES

Chi Peridinium Erenb. (H.77a): phổ biến ở biển cũng như ở nước ngọt là các loài dị dưỡng của chi. Sự có mặt của các sừng ở cả hai đầu là đặc điểm phổ biến ở các loài. Rãnh ngang thường ở giữa tế bào, đôi khi dịch lên trên hay xuống dưới là đặc điểm của một số loài.



Hình 77: (a) *Peridinium conicoides* Paulsen. (theo Kamaji); (b)*Ceratium*. (c) *Orthoceratium*. (theo Yamaji); (d) *Prorocentrum*. (theo Bold, 1978).

Chi Ceratium Schrank. (H.77b): gặp ở nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Nửa vỏ trên luôn kéo dài thành một sừng và vỏ dưới luôn kéo dài thành 2 hoặc 3 sừng. Từ 4 kiểu cơ bản của tế bào có tác giả đã chia làm 4 phân chi. Sinh sản chủ yếu là phân đôi dọc, mỗi nửa nhận một nửa vỏ rồi tổng hợp nên nửa thứ hai. Hầu hết các loài sống đơn độc, trừ một số loài hình thành tập đoàn hình sợi lỏng lẻo như *C. lunula* Schimper và *C.*

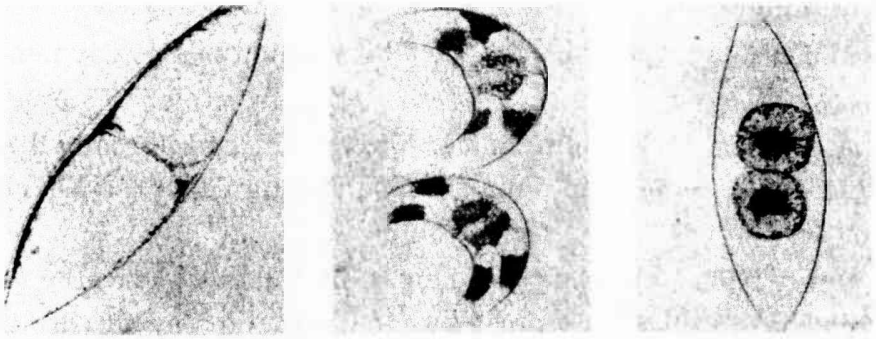
vultur Cleve. Hầu hết các loài là tự dưỡng, nhưng toàn dưỡng với thức ăn đặc biệt có thể là phụ thêm vào dinh dưỡng tự dưỡng của *C. hirundinella*.

BỘ 5. PYROCYSTALES

Chi Pyrocystis Thomson. (H.78): có phát quang, không có khả năng chuyển động. Tùy loài tế bào có thể là hình cầu, hình con suốt hay hình mặt trăng. Vách tế bào là lớp xenluloza mỏng. Dinh dưỡng là quang tự dưỡng, thể màu có thể di chuyển vào góc cách xa nhân khi có ánh sáng mạnh. Sinh sản sinh dưỡng bằng cách phân chia tế bào tạo nên bất động bào tử hay động bào tử một roi.

BỘ 6. PROROCENTRALES

Chi Prorocentrum Ehr. (H.77c): có vách tế bào gồm hai mảnh và gắn lại với nhau ở bên. Tế bào có thể là hình cầu, hình ô van hay hình giọt nước. Có hai roi khác nhau về động lực đính ở đầu trước. Dinh dưỡng ở hầu hết các loài là quang tự dưỡng với một hoặc vài thể màu trong tế bào. Sinh sản bằng cách chia dọc tế bào, mỗi nửa nhận một nửa vỏ tế bào mẹ, cũng có trường hợp phân chia tạo nên 4 tế bào con.



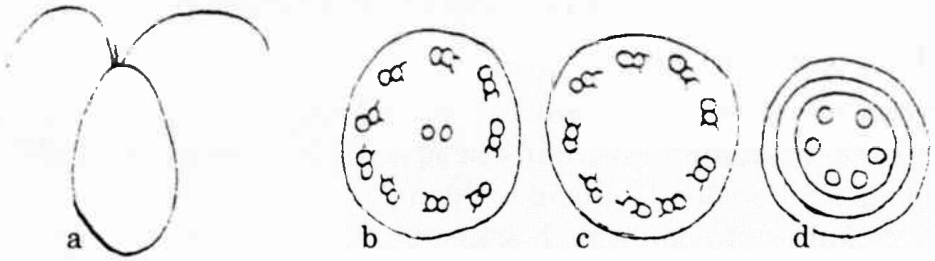
Hình 78: Pyrocystis.

(a) *P. fusiformis* Thomson ex Murray.; (b) *P. lunula* (Schuet) Schuet.; (c) *P. fusiformis* giai đoạn sinh sản (từ Bold, 1978. (a), (c) theo Swift và Durbin, (b) theo Swift và Taylor)

3.2.4. Ngành tảo có phần phụ - Haptophycophyta

Ngành này có tác giả để là một lớp Prymnesiophyceae (Harold C. Bold., Michael J. Wynne) hay phân lớp Occolithophoridophycidae thuộc lớp Chrysomonadophyceae của ngành Tảo vàng ánh.

Tảo dạng mônát, có hai roi bằng nhau, gần bằng nhau hoặc không bằng nhau với cùng động lực hoặc khác động lực. Một số loài giai đoạn chuyển động có phần phụ (haptonema) mọc lên từ điểm gần gốc roi (H.79a). Cấu trúc của haptonema không giống roi, vị trí của nó cũng tách biệt với roi. Qua theo dõi bằng quay phim Leabeater đã khám phá ra khả năng vận động chủ động và cơ chế kiểm soát bẩm sinh hướng cuộn tròn của haptonema. Có quan điểm cho haptonema là cơ quan bám hoặc liên quan với dinh dưỡng kiểu thực bào. Leadbeater đã phủ nhận chức năng này của haptonema và chỉ ra là không có bằng chứng nó là cơ quan xúc tu hay cho mục đích nổi. Một số dạng của chi *Primnesium* và *Phaeocystis*, haptonema ngắn và nhọn, còn ở *Hymenomonas roseola* Stein haptonama tiêu giảm chỉ còn là cái u nhỏ.



Hình 79: (theo Bold, 1978)

(a) Haptonema ở *Prymnesium*, (b) lát cắt ngang roi *Euglena* (9+2),
(c) lát cắt ngang roi tinh trùng tảo silic trung tâm (9+0), (d) lát cắt ngang haptonema

Các vẩy trên bề mặt tế bào có thể bao phủ cả ở giai đoạn chuyển động và không chuyển động. Thành phần của các vẩy là chất hữu cơ, xenluloza chỉ có ở *Pleurochrysis*. Sự ngưng đọng của canxi cũng có thể có trên bề mặt của vẩy xenluloza. Silic chưa thấy có trong thành phần của vẩy.

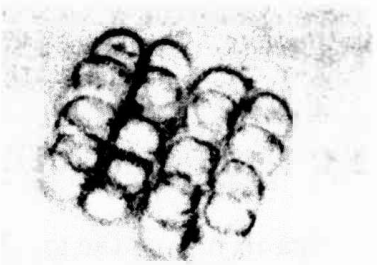
Các loài của ngành phân bố chủ yếu ở biển, nhiều loài có gây nên hiện tượng nước "nở hoa".

Hầu hết các loài là quang tự dưỡng, nhưng cũng có khả năng dị dưỡng bằng cách hoại sinh hay toàn dưỡng. Khả năng dị dưỡng thường xuất hiện khi chìm khỏi vùng có ánh sáng (vùng euphotic).

Chất phủ tế bào có khi không có (dạng trần). Vách tế bào có thể rất dày, là kết quả của quá trình chồng chất. Ở một số chi, vách tế bào có thể thay đổi theo tuổi, lúc non mỏng nhưng khi già trở nên dày, các chất khoáng có thể ngưng đọng trên nó. Một số trên bề mặt haptonema hình thành các vẩy ô van nhỏ. Vẩy được hình thành từ các túi golgi.

Vách tế bào có khi có dạng là các vẩy hữu cơ. Vẩy dạng bản là đơn giản nhất. Các vẩy có khảm các bô nát canxi, từng cái riêng lẻ gọi là coccolith là sản phẩm bên trong túi của thể golgi, tập hợp các vẩy làm thành bộ xương cứng quanh tế bào (H.82).

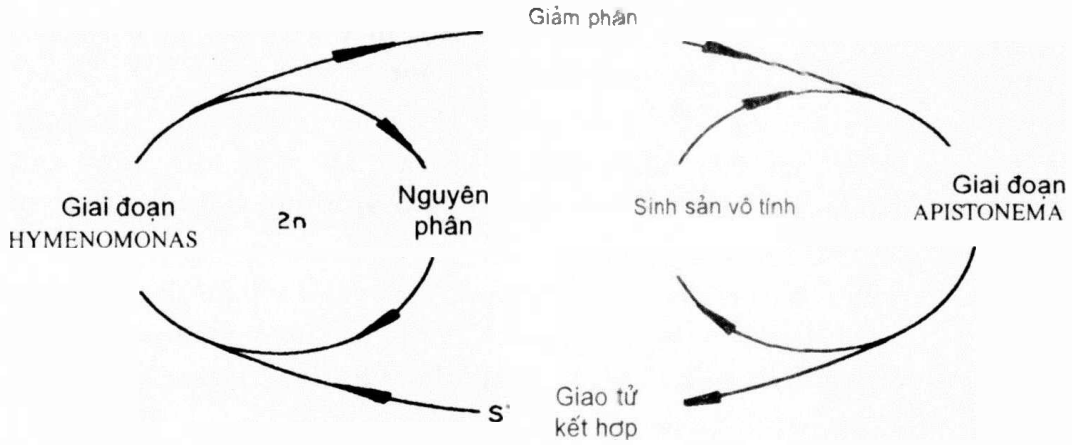
Một số loài hình thành nên các dạng tập hợp nhiều tế bào có hình thái đa dạng: dạng sợi như ở *Apistonema* và *Crysotila*; tập đoàn dạng palmella như ở *Ochrosphaera*; dạng các gói hình khối như ở *Sarcinochrysis* (H.80); hoặc đơn bào hình hạt và hình đám như ở *Pleurochrysis*.



Hình 80: **Sarcinochrysis**
Một kiểu đoàn hình khối.
(Từ bold, 1978, theo Dr. Jimmy T. Mills)

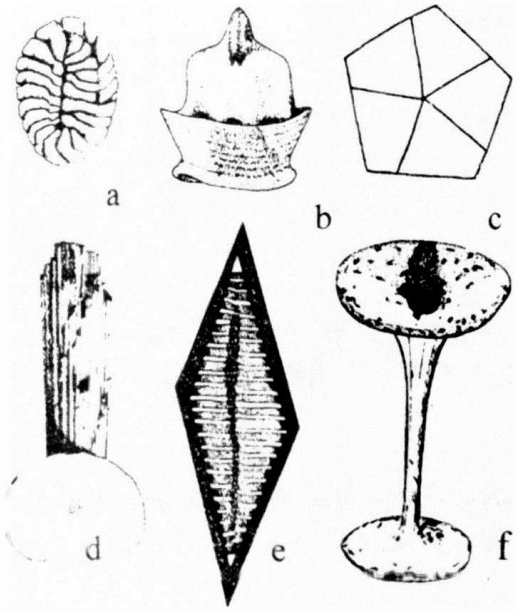
SINH SẢN VÀ CHU TRÌNH PHÁT TRIỂN

Sinh sản sinh dưỡng bằng cách phân đôi tế bào hoặc sinh sản vô tính bằng cách giải phóng ra vài tế bào chuyển động hay không chuyển động. Chu trình sống thường có hai giai đoạn chuyển động lưỡng bội và không chuyển động đơn bội thay thế nhau (H. 81).



Hình 81: **Kiểu chu trình sống của *Hymenomonas carterae***
(Từ Bold, 1978, theo Stosch và Leadb)

Giai đoạn hymenomonas chuyển động, mang các vẩy, nhân lên bằng phân chia nguyên nhiễm, nhưng dưới các điều kiện nhất định trải qua giảm nhiễm tạo ra 4 sản phẩm, chúng nảy mầm thành giai đoạn hình sợi sống đáy không có vẩy gọi là giai đoạn apistonema. Do phân chia tế bào sinh dưỡng, hai kiểu tế bào chuyển động đã tạo ra bởi giai đoạn apistonema. Các kiểu tế bào chuyển động từ giai đoạn apistonema có hai roi và các vẩy phủ tế bào. Một kiểu tế bào chuyển động có roi dài, đôi khi không bằng nhau và thiếu haptonema, trong khi kiểu kia có roi dài bằng nhau và haptonema ngắn, với kiểu thứ hai có vẩy phủ haptonema. Stosch (1967) cho kiểu tế bào chuyển động là giao tử, hợp tử phát triển thành giai đoạn hymenomonas và kiểu kia là sinh sản vô tính cho lặp lại giai đoạn apistonema.



Hình 82: **Các kiểu vẩy (coccilth)**

(a) kiểu placolith ở *Actinosphaera sera* Black.
(b) kiểu calyptrolith ở *Calyptrosphaera pirus* Kamptner.
(c) kiểu pentalith ở *Braarudosphaera bigelowi* (Gran et Braarud) Deff.
(d) kiểu rhabdolith ở *Rhabdosphaera clavigera* Murray et Brackman.
(e) kiểu scapholith ở *Calciosolenia murayi* Gran.
(f) kiểu placolith ở *Discosphaera tubifera* (Murr. Et Blackm.) Ostenf.

(Từ Bold, 1978: (a), (c) và (d) theo Black; (b) theo Throndsen; (e) và (f) theo Gaarder và Hasle)

3.2.5. Ngành Tảo vàng ánh - Chrysophycophyta

3.2.5.1. Đặc điểm sinh học

Đây là ngành không lớn, phần lớn ưa nước sạch. Việt Nam mới phát hiện được vài chục loài. Hình thái rất đa dạng, có thể là amíp, mônát, hạt, sống đơn độc hay sống

thành tập đoàn dạng palmella, dạng sợi hay dạng cây, một số là đa bào dạng sợi. Dạng chuyển động thường có một hay hai roi không đều nhau.

Thành phần sắc tố có diệp lục a, c, các sắc tố nhóm carotin và xantophin. Tùy thuộc thành phần sắc tố mà màu của chúng có thể là màu vàng kim, vàng xanh hay nâu xanh. Sản phẩm đồng hóa là leucosin tập trung thành một hạt lớn, khác với tinh bột là không bắt màu với iốt.

Một số loài của ngành có cơ thể trần còn các loài có vách tế bào thì rất đa dạng về cấu trúc. Vách tế bào có thể là xenluloza - pectic tự nhiên có hoặc không thấm silic, loại thấm silic đã tạo nên sự khác biệt rõ rệt và có tên là silicoflagellares. Một số chi vách thấm can xi làm thành vỏ giáp.

Tảo vàng ánh phân bố chủ yếu ở nước ngọt sạch, ưa khí hậu mát mẻ hoặc lạnh. Hầu hết là quang tự dưỡng, một số loài không có sắc tố dinh dưỡng kiểu toàn dưỡng, cũng có loài là hỗn dưỡng. Thường sống phù du, một số sống bám bằng chân nhày. Những loài có roi sống bám bằng chân nhày dài, sự vận động của chúng giới hạn trong phạm vi độ dài của dây nhầy. Rất ít khi gặp Tảo vàng ánh sống trong đất ẩm và đáy thủy vực.

Phương thức sinh sản chính là sinh sản sinh dưỡng bằng cách phân chia tế bào hay sinh sản vô tính bằng động bào tử có một hay hai roi. Sinh sản hữu tính chỉ phát hiện ở một số loài là đẳng giao, hợp tử hình thành thường có dạng túi, vách túi nhiễm silic cứng và chắc giúp chúng tồn tại qua điều kiện bất lợi.

Tảo vàng ánh là một thành phần của sinh vật phù du trong các thủy vực nước ngọt có mức dinh dưỡng trung bình và nghèo. Nhiều loài là thức ăn chính của động vật phù du như các loài thuộc chi *Chromulina*. Một số loài thuộc các chi *Mallomonas, Synura, Dinobryon* đôi khi gây nên hiện tượng nước "nở hoa", làm nước có mùi cá ở các hồ chứa nước sinh hoạt, chứa nước cho sản xuất, gây khó khăn cho khâu xử lý chúng.

3.2.5.2. Phân loại

Dựa trên có hay không có roi và số lượng của chúng, Harold đã chia thành ba nhóm. Chúng tôi thấy ba nhóm này có thể tương ứng với ba lớp: không có roi, có một roi và có hai roi.

LỚP 1. TẢO VÀNG ÁNH HAI ROI - CHRYSODIFLAGELLAPHYCEAE

Tảo đơn bào dạng mô nát, dạng hạt, sống đơn độc hay sống thành tập đoàn dạng khối ở kiểu palmella, dạng sợi hay dạng cây. Dạng mônát và các giai đoạn chuyển động của các loài có giai đoạn sinh dưỡng không phải là mônát có hai roi dài không bằng nhau và khác nhau về động lực.

BỘ 1. OCHROMONADALES

Có dạng mônát đơn độc hay sống thành tập đoàn hoặc khối palmella. Chi thường gặp là *Mallomonas, Synura* và *Dinobryon* (H. 83).

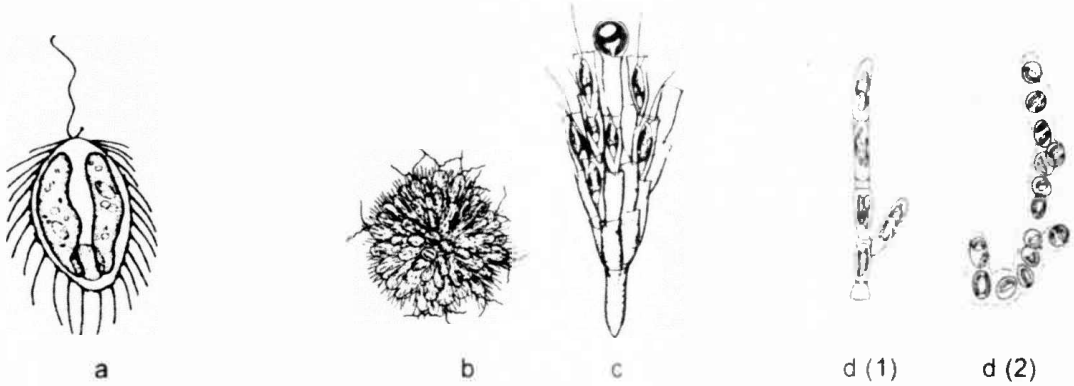
BỘ 2. CHRYSAPIALES

Có dạng hạt sống đơn độc hay sống thành tập đoàn

BỘ 3. PHAEOTHAMNIALES

Có dạng sợi hay dạng cây. Chi thường gặp là *Phaeothamnion* Lagerheim (H.83). Dạng sợi một hàng tế bào, phân nhánh, bám bởi tế bào gốc đơn độc và thường phụ sinh

trên tảo khác ở nước ngọt. Tế bào sinh dưỡng chứa một hoặc vài thể màu, nó có khả năng hình thành 4 hoặc 8 động bào tử đơn giản có điểm mắt hoặc không. Giai đoạn bào xác có vỏ thấm silic.



Hình 83

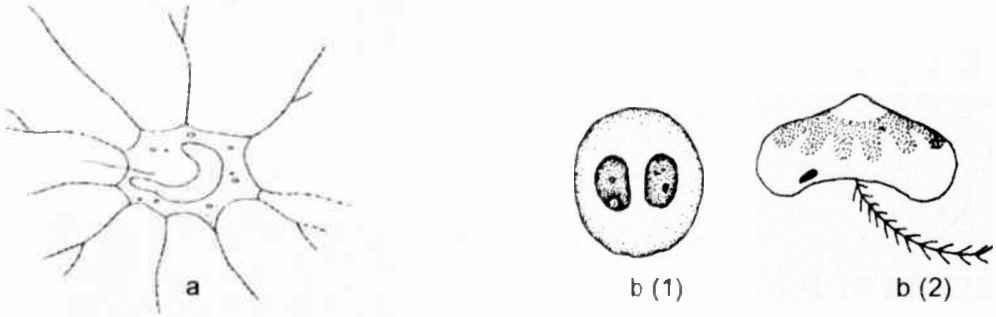
(a) *Mallomonas*. (theo Harold); (b) *Synura lendida* Korsh. (theo Kristiansen); (c) *Dinobryon sertularia* Ehr. (theo H. Skuja); (d) *Phaeothamnion confervicola* (1) dạng sợi, (2) dạng palmella. (theo Geitler và Schiman - Czeika)

LỚP 2. TẢO VÀNG ÁNH MỘT ROI - CHRYSOMONOFLAGELLAPHYCEAE

Tảo đơn bào dạng mô nát và các giai đoạn chuyển động của các loài có giai đoạn sinh dưỡng không phải là mônát có một roi. Tảo dạng mônát sống đơn độc hay sống thành tập đoàn dạng palmella hay dạng hợp bào, sống tự do hay bám. Một số có dạng hạt, dạng sợi hay dạng cây. Một số có vòng rễ ở đầu sau tế bào hay có một cổ áo bằng chất nguyên sinh bao quanh roi ở đầu trước.

BỘ 1. CHROMULINALES

Có dạng amíp như ở chi *Chrysamoeba* (H.84a), dạng mônát như ở chi *Chromulina* hay dạng palmella như ở chi *Phaeaster* (H.84b).



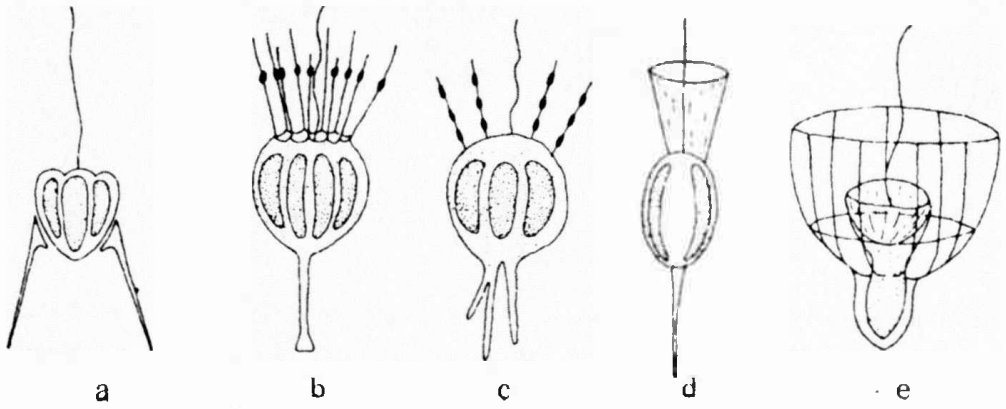
Hình 84

(a) *Chrysamoeba radians* Klebs. (theo Hibberd - 1971); (b) *Phaeaster pascheri* Scherffel. (1) giai đoạn palmella, (2) giai đoạn chuyển động (theo Belcher - 1969)

Chi Chrysamoeba Klebs. Tế bào dạng amíp sống đơn độc, có các tia rễ rất mảnh đi ra từ tế bào chất hình cầu. Tế bào nhìn chung bao bọc bởi lớp nhầy mỏng, nhưng cũng có dạng trần. Tế bào có hai roi nhưng một cái đã tiêu giảm mạnh.

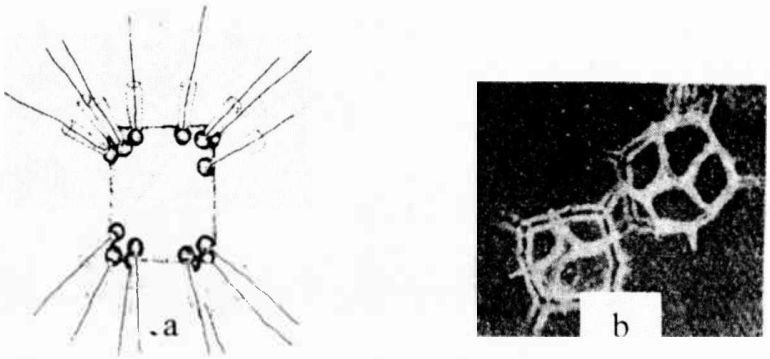
BỘ 2. CRASPEDOMONADALES

Tảo có dạng mônát, sống đơn độc hay sống thành tập đoàn (H.86a). Đặc điểm đặc trưng của bộ là có "cuống" ở đầu sau (H.85b,c,d) hay "cổ áo" ở đầu trước (H.85d,e). Cổ áo là phần tế bào chất mở rộng thành một màng mỏng bao quanh tới hai phần ba độ dài roi. Các chi *Pedinella, Pseudopedinella, Pleurasiga* gặp ở nước mặn và chi *Proterospongia* gặp ở nước ngọt (H. 85).



Hình 85:

(a) *Apedinella spinifera* (Throndsen) Throndsen.; (b) *Pedinella hexacostata* Vysot.; (c) *Pseudopedinella ambigua* (Bourrelly.; (d) *Stylochromonas minuta* Lackey.; (e) *Pleurasiga reynoldsii* Throndsen.
(Từ Bold, 1978: (a), (e) theo Throndsen, (b) theo Swale, (c) theo Bourrelly, (d) theo Lackey)

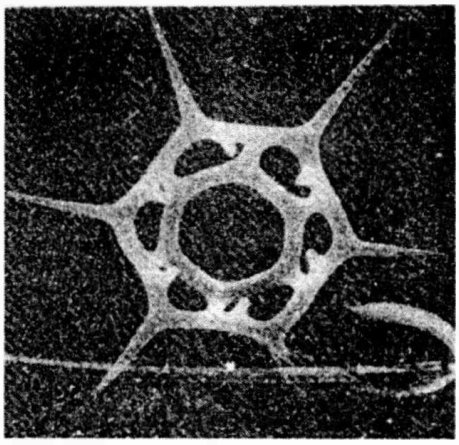


Hình 86:

(a) *Proterospongia haeckelii* Kent var. *gracilis*. (theo Skuja), (b) Các bộ xương (Skeletons) của *Dictyocha fibula* Ehr.
(Từ Bold, 1978: (a) theo Skuja; (b) theo Van Valkenburg và Norris)

BỘ 3. DICTYOCHALES

Bộ này có nhóm *Silico-flagellates* là nhóm nhỏ của các cơ thể sống ở biển. Chúng có bộ xương silic bao gồm một mạng hình ống. Chi thường gặp là *Distephanus* (H. 87).



*Hình 87: **Distephanus speculum** (Ehr.) Haeckel.* (theo Bold, 1978)

BỘ 4. CHRYSOSPHAERALES

Bộ này có các dạng hạt, sống đơn độc hay sống tập đoàn với màng xác định. Chi *Chrysophaera* có thể có các tế bào đơn độc hoặc tạo đám tế bào, sản sinh bởi phân chia tế bào sinh dưỡng hoặc từ bào tử sinh trưởng hoặc từ các động bào tử. Động bào tử một roi.

BỘ 5. THALLOCHRYSIDALES

Vài chi dạng sợi sống ở biển, *Chrysomeris* và *Giraudyopsis* lúc đầu thuộc chi này, sau do phát hiện động bào tử có hai roi đã chuyển sang bộ *Phaeothamniales* của lớp hai roi. Chi có ba chi thuộc bộ này là *Thallochrysis* (có các loài sống ở nước mặn và nước lợ) và hai chi ở nước ngọt là *Phaeodermatium* và *Chrysoclonium*.

LỚP 3. TẢO VÀNG ÁNH KHÔNG ROI - CHRYSOAFLAGELLAPHYCOPHYTA

Tảo là các tế bào trần sống trong tập đoàn palmella, hoặc là dạng hạt có vách tế bào sống đơn độc hay sống thành tập đoàn, một số có dạng sợi hay dạng cây. Trong chu trình sống không có giai đoạn chuyển động. Khi sinh sản có thể hình thành dạng amíp. Bộ Chrysococcales có dạng tế bào trần sống thành tập đoàn dạng palmella; bộ Rhizochrysidales có dạng rễ, trần hay có vỏ cứng; bộ Stichogloeales có dạng hạt, có vách tế bào, sống đơn độc hay sống thành tập đoàn; bộ Phaeoplacales có dạng sợi hay cây, có vách tế bào.

3.2.6. Ngành Tảo vàng - Xanthophycophyta

3.2.6.1. Đặc điểm sinh học

Ngành này trước xếp vào Tảo lục, được Luther tách thành lớp Tảo roi lệch vào năm 1889 với tên *Heterocontae*. Chúng khác với tảo lục là không có diệp lục b và sản phẩm đồng hóa không có tinh bột mà là leucosin, dầu và mỡ. Chúng khác với Tảo vàng ánh, Tảo silic bởi sự vắng mặt của sắc tố fucoxanthin và nhiều đặc điểm khác nữa. Ngành này có số loài không nhiều, Việt Nam mới chỉ phát hiện được 9 loài (Tôn Thất Pháp, 2002).

Hình thái cơ thể rất đa dạng, có thể là amíp, mônát hoặc hạt sống đơn độc hay tập đoàn. Một số là đa bào dạng sợi đơn giản hay phân nhánh, dạng ống nhiều nhân do phân chia tế bào nhưng không hình thành vách ngăn. Vách tế bào không có hoặc bằng xenluloza.

Dạng mônát và động bào tử của các dạng không phải là mônát có hai roi không đều nhau, cũng có khi là một roi hay nhiều roi xếp thành từng đôi có độ dài không bằng nhau đính ở đầu trước. Roi dài thường có lông và dài hơn roi ngắn từ 4-6 lần, thường hướng về phía trước; roi ngắn nhẵn, hướng xiên so với trục dọc tế bào hoặc hướng hẳn ra sau.

Vách tế bào là toàn vẹn, nhưng ở nhiều chi, đặc biệt là các dạng sợi có vách làm thành các mẩu hình chữ H, các đầu chữ H này gối lên nhau bao bọc tế bào chất, ví dụ như chi *Tribonema* có vách tế bào cấu trúc kiểu này. Thể màu thường mỗi tế bào có từ 2 đến 6 cái hình khay. Thành phần sắc tố có chlorophyl a, c, tuy nhiên hàm lượng chlorophyl c là thấp nên trước đây đã tưởng chúng không có sắc tố này; xanthophin có nhiều ở ngành này là diadinoxanthin (Whittle và Casselton, 1975).

Sinh sản sinh dưỡng bằng cách phân đôi tế bào hay bằng các phần của tập đoàn. Sinh sản vô tính bằng động bào tử. Động bào tử có cấu tạo giống như dạng mônát, có

hai roi không bằng nhau hay chỉ có một roi và thường được hình thành từ một số trong các động bào tử nang. Có loài chỉ hình thành một động bào tử với nhiều đôi roi không đều nhau. Có loài sinh sản vô tính bằng amíp hay bằng bất động bào tử. Có chi như *Botrydium* nếu ở dưới mặt đất thì khi sinh sản vô tính hình thành động bào tử, còn khi ở trên mặt đất lại hình thành bất động bào tử. Các loài thuộc bộ ***Heterococcales*** sinh sản vô tính lại bằng tự bào tử (autospore) hoặc bằng túi bất động bào tử hay bằng bào tử màng dày ở các loài dạng sợi, toàn bộ tế bào sinh dưỡng hình thành nên một bào tử màng dày. Bào tử nghỉ có thấy sản sinh ở một số Tảo vàng, chúng không giống ở Tảo vàng ánh mà gồm có hai phần kích thước bằng nhau gối lên nhau.

3.2.6.2. Phân loại

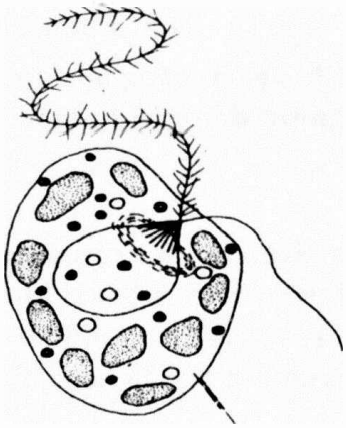
Có tác giả chỉ để một lớp Tảo vàng trong ngành Tảo vàng (ngành này gồm cả Tảo vàng ánh, Tảo có phần phụ, Tảo silic, Tảo một roi là các lớp của ngành), sau đó là các bộ. Theo quan điểm tách thành ngành thì có tác giả chia ra làm 6 lớp. Theo chúng tôi căn cứ trên cấu tạo nên để làm năm lớp là hợp lý.

LỚP 1. TẢO VÀNG DẠNG MÔNÁT - XANTHOMONADOPHYCEAE

Dạng mônát trần, sống đơn độc, có hai roi đính ở đầu trước. Một số có giai đoạn amíp tạm thời.

BỘ HETEROCHLORIDALES

Chi Olisthodiscus Carter có dạng mônát, chứa vài thể màu, có hai roi gần bằng nhau và khác động lực. Có thể nuôi chúng làm thức ăn cho động vật thân mềm. *O. luteus* Carter là một loài nước lợ, theo Hellebust chúng có thải mannitol và glycolic axit vào môi trường. Hai roi mọc ra ở một vị trí dưới đầu và kết hợp với một hệ thống rễ roi phức tạp, chúng tiếp xúc gần với nhân (H.88).



Hình 88: ***Olisthodiscus luteus*** **Carter.**

(Theo Leadbeater - 1971)

LỚP 2. TẢO VÀNG DẠNG AMÍP - XANTHOPODOPHYCEAE

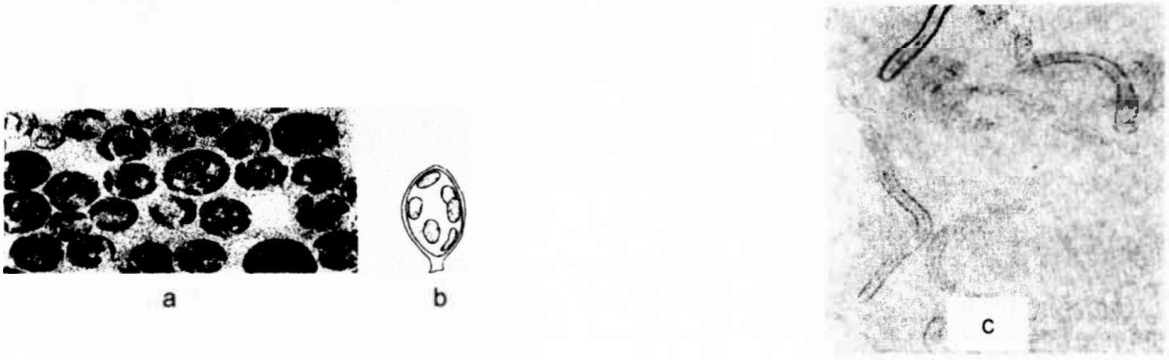
Giai đoạn amíp chiếm chủ yếu, nguyên sinh chất có thể kéo dài thành các dải tia giống rễ nên lớp còn có tên là Tảo vàng dạng rễ (Rhizochloridophyceae). Đơn bào hay đa bào. Động bào tử có hai roi.

LỚP 3. TẢO VÀNG DẠNG HẠT - XANTHOCOCCOPHYCEAE

Tảo dạng hạt không chuyển động, sống đơn độc hay sống tập đoàn, có bao nhầy hoặc không, động bào tử có một hay hai roi, có hoặc không có không bào co bóp.

BỘ MISCHOCOCCALES

Chi Botrydiopsis Borzi có dạng hình cầu không chuyển động. Giai đoạn non chứa vài thể màu, nhưng khi tế bào trưởng thành to ra (H. 89a) chứa nhiều thể màu hình đĩa ở vùng ngoại biên và nhiều nhân. Sinh sản hình thành và giải phóng các bào tử sinh trưởng hay động bào tử có hai roi dài không bằng nhau.



Hình 89

(a) *Botrydiopsis arhiza* Borzi. Tế bào trưởng thành (theo Bold); (b) *Characiopsis obovoidea* Pascher. Tế bào sinh dưỡng (theo Dr. K. Lee);(c) *Ophiocytium*. Tế bào sinh dưỡng (theo Bold -1978)

Chi Characiopsis Bozi gắn vào cơ chất bởi một đệm hoặc chân nhỏ (H.89b). Tế bào sống đơn độc hình cầu, hình trứng hoặc kéo dài, đỉnh kéo dài thành ngọn hẹp ở một số loài. Có một thể màu hình máng hoặc vài tới nhiều thể màu hình đĩa nhưng không có hạch tạo bột. Sinh sản diễn ra bởi hình thành động bào tử, bất động bào tử hoặc bào tử sinh trưởng. Ở ***Ch. Obovoidea*** Pascher tế bào thành thục một nhân, nhưng trở thành nhiều nhân ngay trước khi hình thành động bào tử, 16-32 động bào tử trần đã được giải phóng từ tế bào sinh sản. Khác với *Characium*, *Characiopsis* của Tảo lục là chúng không có tinh bột và động bào tử có hai roi dài không bằng nhau. Chi này theo chuyên khảo của Pascher (1938) có 46 loài.

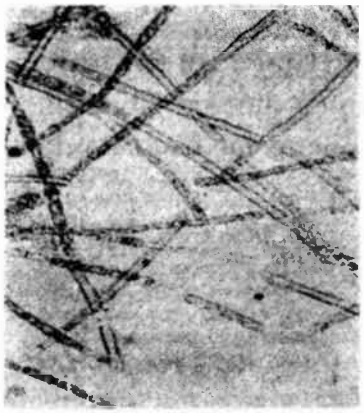
Chi Ophiocytium Naegeli. Tế bào nhiều nhân kéo dài dạng sợi ngắn thẳng, cong hoặc xoắn, khác với hai chi trên là vách tế bào gồm hai mảnh gắn vào nhau. Tế bào trưởng thành chứa nhiều nhân, giai đoạn kết thúc trở thành tự do (H.89c). Thể màu có cả ở tế bào dinh dưỡng và động bào tử. Sinh sản vô tính hình thành động bào tử, cũng có khi là bất động bào tử. Chi có trên chục loài, phân bố toàn cầu ở nước ngọt.

LỚP 4. TẢO VÀNG DẠNG SỢI XANTHOTRICHOPHYCEAE

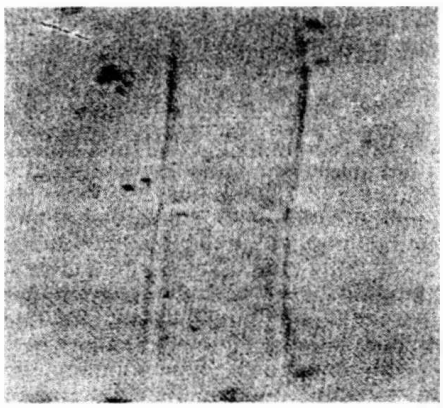
Lớp Tảo này là đa bào dạng sợi

BỘ TRIBONEMATALES

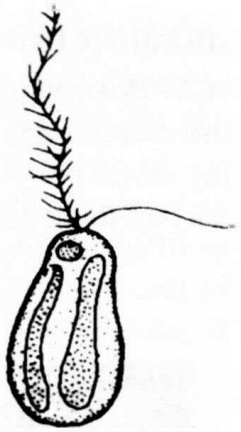
Chi Tribonema Derbes et Solier. Tảo dạng sợi một hàng tế bào không phân nhánh, các tế bào đồng nhất hình trụ hay hình hơi dạng thùng rượu (H.90), vách tế bào tách làm hai nửa bằng nhau, các nửa cài lồng vào nhau ở mép. Khi các mép cài lồng của tế bào tách ra đã tạo các mẩu hình chữ H (H. 91). Mỗi tế bào có vài thể màu. Sinh sản vô tính bằng động bào tử (H. 92), một hoặc hai trong mỗi tế bào, chúng được giải phóng bằng cách tách hai mảnh vỏ chữ H. Sinh sản hữu tính là dẳng giao hình thành hợp tử nghỉ. Bào tử nghỉ và bất động bào tử cũng có gặp. Chi phân bố toàn cầu trong nước ngọt.



Hình 90: **Tribonema, sợi sinh dưỡng**
(theo Bold - 1978)



Hình 91: **Tribonema hình chữ H do hai mảnh của hai tế bào kế nhau**
(theo Bold - 1978)



Hình 92: **Tribonema, động bào tử**
(theo Massalski và Leedale - 1969)

Chi dạng sợi gần gũi với *Tribonema* là *Bumilleria* có các mảnh vỏ hình chữ H hình thành không đều, cứ từ hai tới bốn tế bào mới có một tế bào hình thành hai nửa vách. Chi *Heterothrix* phân bố rộng như một tảo đất không hình thành các mảnh hình chữ H.

LỚP 5. TẢO VÀNG DẠNG ỐNG – XANTHOSIPHONOPHYCEAE

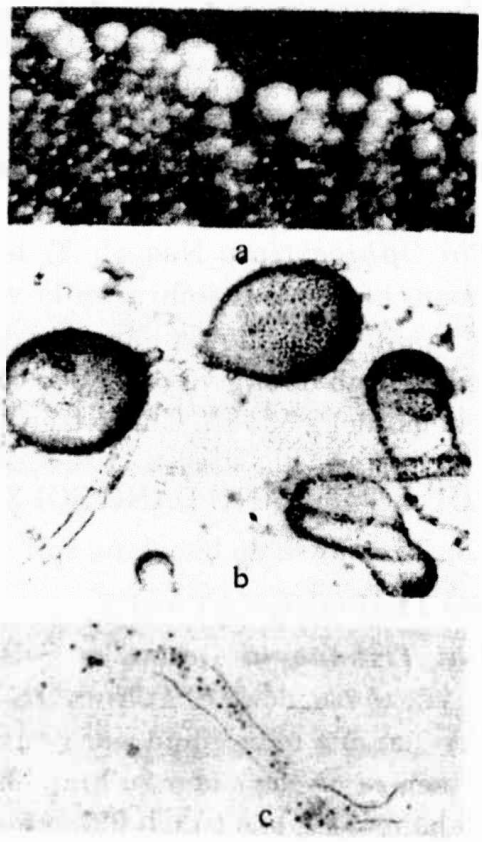
Tản dạng bọng hay ống nhiều nhân, gồm phần bám và phần sinh dưỡng. Cấu tạo tản là kết qủa phân chia tế bào nhưng không hình thành vách ngăn. Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai roi hay có nhiều đôi roi dài không bằng nhau.

BỘ VAUCHERIALES

Chi Botrydium Wallroth. Phân bố rộng trên đất ẩm. Tản dạng túi (H.93), bao gồm phần khí sinh hình cầu dễ thấy và phần "rễ" không màu, rễ đơn giản hay phân nhánh đâm vào đất. Tế bào chất là lớp mỏng hình cầu chứa nhiều nhân và nhiều thể màu hình đĩa. Trong tự nhiên tản được phủ một lớp mỏng trên bề mặt bằng cacbonat canxi.

Sinh sản bằng động bào tử hay bất động bào tử, động bào tử hình thành khi tản lụt trong nước. Bọng chuyển thành động bào tử nang lớn, động bào tử có hai roi, một nhân và hai thể màu. Các động bào tử này có thể giữ chức năng giao tử, đẳng giao tử hay dị giao tử tùy thuộc loài. Một số loài phần rễ có thể biến hình thành các nang dày, chúng nảy mầm trực tiếp cho tản mới hay sản sinh động bào tử.

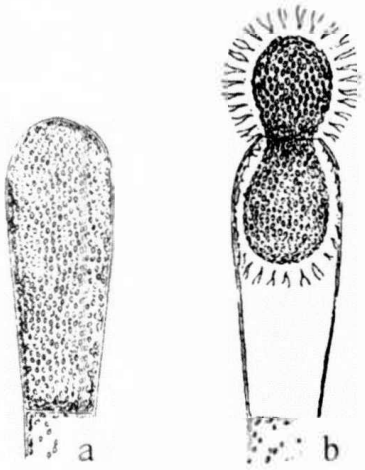
Chi Vaucheria De Candoile. Tản dạng sợi phân nhánh, bao gồm các trục hợp bào hình ống, vách ngang chỉ xuất hiện khi hình



Hình 93: ***Botrydium granulatum*** **Grev.**
(a) các bộng sinh trưởng trên thạch, (b) các bọng riêng biệt, (c) giải phóng động bào tử.
(theo Bold - 1978)

thành giao tử nang hay động bào tử nang. Trước đây chúng được để ở nhóm Tảo lục, sau được tách ra do sắc tố quang hợp không có diệp lục b, không có tinh bột và động bào tử có hai roi không bằng nhau. Tế bào chất chứa nhiều thể màu hình đĩa và nhiều nhân nhỏ.

Các ống lớn lên nhờ sinh trưởng ở đỉnh, sự phân vùng tế bào chất ở gần đỉnh là bằng chứng (H. 94a). Vùng sinh trưởng đỉnh chứa nhiều bọng, có thể là do lắng dọng nguyên liệu vách là xenluloza sơ cấp, vùng này không có nhân và thể màu, nhưng có nhiều đôi ty lạp thể và nhiều thể golgi.

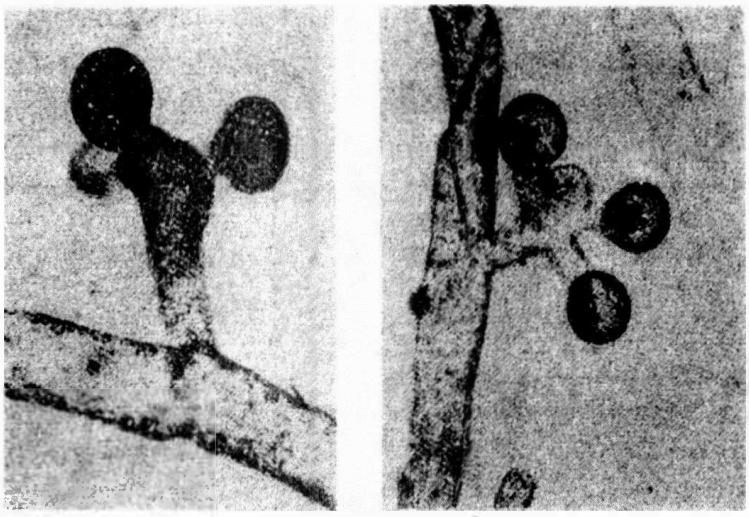


Hình 94: **Vaucheria**
(a) Hình thành động bào tử
(b) Giải phóng động bào tử từ động bào tử
(theo Bold - 1978)

Sinh sản có cả vô tính và hữu tính. Sinh sản vô tính hình thành động bào tử nang (H.94b) ở đỉnh sợi, một vách ngang đã tách tế bào chất vùng này ra rồi biến thành một động bào tử lớn với nhiều cặp roi hơi không bằng nhau phủ trên bề mặt, sau thời gian chuyển động chúng định cư, rụng roi và hình thành màng và sinh trưởng thành tản mới.

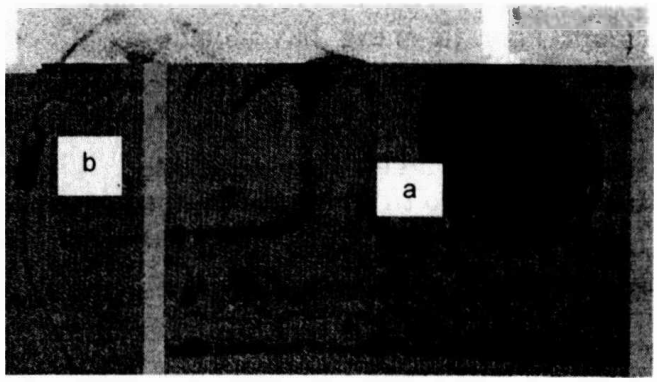
Sinh sản hữu tính dễ dàng phát hiện ra trong tự nhiên bởi hùng khí và noãn khí. Tùy thuộc loài, các cơ quan sinh sản cái (H. 95 và 96a) có thể phân bố đơn độc hay thành chùm trên nhánh bên hay sợi chính. Hùng khí nhiều nhân, sản sinh một số lượng lớn tinh trùng nhỏ không màu (H.96b), chúng mang một cặp roi gài ở bên, một trong chúng có hai hàng lông nhọn.

Noãn khí cũng có nhiều nhân lúc đầu, nhưng tất cả nhân (trừ một) chuyển ra vào sợi ở dưới tế bào chất một nhân rồi phân cắt bởi một vách ngăn. Một lỗ hình thành ở vùng tiếp nhận của màng noãn khí cho phép tinh trùng đi vào. Hợp tử hình thành có màng dày và nghỉ. Giảm phân xảy ra khi hợp tử nảy mầm và một sợi ống mới vươn lên từ vách hợp tử.



Hình 95: ***Vaucheria***
Chùm noãn khí và hùng khí trên nhánh bên (theo Bold - 1978)

Chi này phân bố rộng ở cả nước ngọt, nước lợ và nước mặn, thường sống trên bùn, vươn vào nước rồi sau là không khí.



*Hình 96: **Vaucheria***

(a) *V. sessilis* (vauch) Decand. var. *clathrata*, noãn khí chứa hợp tử và hùng khí đã đổ hết. (theo Bold);

(b) Tinh trùng của *V. sescuplicaria* Christensen. (Từ Bold, 1978, theo Mostrup)

3.2.7. Ngành Tảo động bào tử có điểm mắt - Eustigmatophycophyta

Tên của ngành có nghĩa là có điểm mắt, điểm mắt ở đây là muốn chỉ điểm mắt của động bào tử. Ngành này trước là một lớp của ngành Tảo vàng, Nhưng do khác biệt của nó về thành phần sắc tố, động bào tử có điểm mắt và một số siêu cấu trúc khác nữa nên Leedale (1971) đã tách thành một ngành. Theo ông ngành này còn là ranh giới giữa nấm và tảo.

Khác biệt của ngành này với các ngành trong nhóm ngành có sắc tố vàng và roi lệch là:

Động bào tử có điểm mắt gồm các hạt nhỏ không đều nhau, gắn ở đầu trước sát với roi, nhưng không có màng tách biệt như điểm mắt của tảo mắt (H.97).

Động bào tử giống amíp, luôn có một roi hướng về phía trước và có hai hàng lông. Roi nhẵn có ở hai chi *Ellipsoidion* và *Pseudocharaciopsis*.

Thể golgi không có ở tế bào chuyển động, chỉ có diệp lục a với β carotin, không có diệp lục b hoặc c. Sắc tố violaxanthin là một trong các sắc tố chính của ngành lại không có ở các ngành khác.

*Hình 97: **Pseudocharaciopsis texensis** Lee et Bold*

Ảnh hiển vi điện tử lát cắt dọc động bào tử (e) điểm mắt ở ngoài thể màu; (c) gốc 2 roi (f1, f2) và các bọng axit osmic (ov) *(theo Lee và Bold - 1978)*

*Hình 98: **Pseudocharaciopsis texensis***

Tế bào sinh dưỡng *(theo K. Lee)*

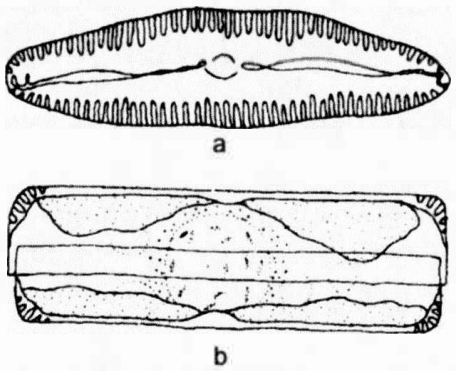
Các loài có hình hạt là *Pleurochloris commulata* Pascher, *P. magna* Boye Petersen, *Ellipsoidion acuminatum* Pascher, *Vischeria stellata* (poulton) Pascher, *V. punctata* Vischer, và *Polyedriella helvetica* Vischer et Pascher. *Pseudocharaciopsis texensis* Lee et Bold khác với loài khác là tảo hình thoi không chân (H.98), luôn gắn vào cơ chất bằng một đệm hình đĩa nhỏ, giống Tảo lục *Characium, Pseudocharacium* và Tảo vàng *Characiopsis*. Tế bào sinh dưỡng già chứa nhiều nhân và có thể có vài thể màu. Động bào tử trần và hơi giống amíp.

3.2.8. Ngành Tảo silic - Bacillariophycophyta

3.2.8.1. Đặc điểm sinh học

Tảo là đơn bào dạng hạt sống đơn độc hay sống thành tập đoàn dạng palmella, dạng sợi, dạng chuỗi, dạng zíc zắc, dạng băng, dạng sao, dạng các ống nhầy không phân nhánh hoặc phân nhánh đơn giản hay phức tạp dạng cây. Kích thước tế bào từ vài µm đến 1mm. Tế bào có nhân lưỡng bội và khác với các ngành khác bởi cấu trúc độc đáo của vách tế bào gồm hai mảnh cấu thành bởi lớp trong là pectin và lớp ngoài là chất silic (SiO_2. $7.H_2O$). Hai mảnh vỏ có cấu trúc như hai nắp của một cái hộp lắp vào nhau, bên trong chứa tế bào chất (H.99b). Như vậy có một mảnh vỏ lớn và một mảnh nhỏ hơn một chút. Bề mặt của mỗi mảnh vỏ gọi là mặt vỏ của tế bào, như vậy mỗi tế bào có hai mặt vỏ. Mặt bên của mỗi mảnh vỏ khi lắp vào với mặt bên của mảnh thứ hai của tế bào tạo thành mặt dai của tế bào. Nếu mặt vỏ có hình tròn, hình elíp hay hình có hai góc thì mỗi tế bào chỉ có hai mặt đai. Nếu mặt vỏ có hình nhiều góc thì tương ứng với mỗi cạnh của hình đa giác mặt vỏ là một mặt đai. Những Tảo silic trên mặt vỏ có các cấu trúc hoa văn là các vách hay các sườn ngang hoặc các chấm xếp thành hàng, các hoa văn này nếu xếp đối xứng qua trục dọc kiểu lông chim thì thuộc lớp Tảo silic lông chim, những loài thuộc lớp này mặt vỏ không có hình tròn. Thường các hoa văn không chạy suốt chiều ngang tế bào mà ngắt quãng ở giữa mặt vỏ hoặc ở một mép mặt vỏ, tạo nên một dải trơn chạy dọc tế bào ở phần giữa tế bào hay mép tế bào, giải này gọi là vùng trục (99a).

Những tảo ở vùng trục của cả hai mặt vỏ có hai hay vài đường vạch chạy từ hai đỉnh tế bào vào giữa tế bào thì thường có khả năng chuyển động. Các đường vạch này gọi là kẽ vỏ, chúng là các đường máng trên mặt vỏ, thông với khoang tế bào bằng hai lỗ ở đỉnh và ở giữa tế bào (H. 99a). Tảo chuyển động là do một cơ chế điều khiển nào đó cho nội chất chảy vào đường máng xuôi hay ngược, nhờ thế mà tế bào có thể chuyển động xuôi hoặc ngược. Các hoa văn trên mặt vỏ và mặt hở của đường máng cho nội chất tế bào tiếp xúc với môi trường có lẽ cũng góp phần vào quá trình vận động của tế bào. Những Tảo không có kẽ vỏ hay chỉ có trên một mặt vỏ thì không có khả năng chuyển động.

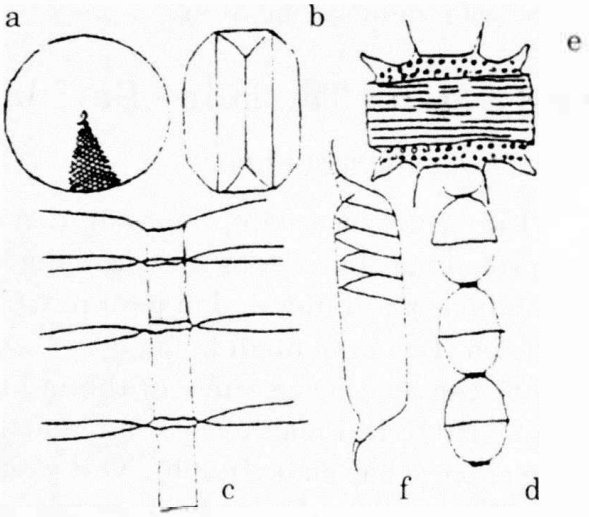


Hình 99: (Theo Bold – 1978)

(a) Mặt vỏ Tảo silic lông chim
(b) Hai mảnh vỏ lắp vào nhau

Những tảo có hoa văn trên mặt vỏ không xếp đối xứng hai bên mà xếp đối xứng tỏa tròn, xếp tiếp tuyến hay đồng thời theo vài quy luật hoặc không theo một quy luật nào

thì thuộc lớp Tảo silic trung tâm. Những loài thuộc lớp này tế bàothường có hình trống, hình trụ, hình hộp, mặt vỏ thường có hình tròn, đa giác, elíp hay bán nguyệt (H.100). Hoa văn của lớp này xếp kín mặt vỏ, không để lại vùng trục, không có kẽ vỏ, do vậy các tảo thuộc lớp này không có khả năng chuyển động. Các hoa văn trên mặt vỏ là nhằm làm tăng diện tiếp xúc với nước của tế bào để tăng khả năng nổi. Ngoài ra ở một số loài trên bề mặt còn có gai, lông gai hay chất nhầy để ngoắc nối các tế bào lại với nhau thành tập đoàn cũng là nhằm làm tăng khả năng nổi cho chúng (H.100).



Hình 100:

(a) Mặt vỏ;
(b) Mặt đai *Coscinodiscus*;
(c) Các tế bào *Chaetoceros* nối với nhau nhờ gai;
(d) Các tế bào *Melosira* nối với nhau nhờ chất nhầy;
(e) Gai và sừng ở *Biddulphia*;
(f) Vân zích zắc ở *Rhizosolenia*.

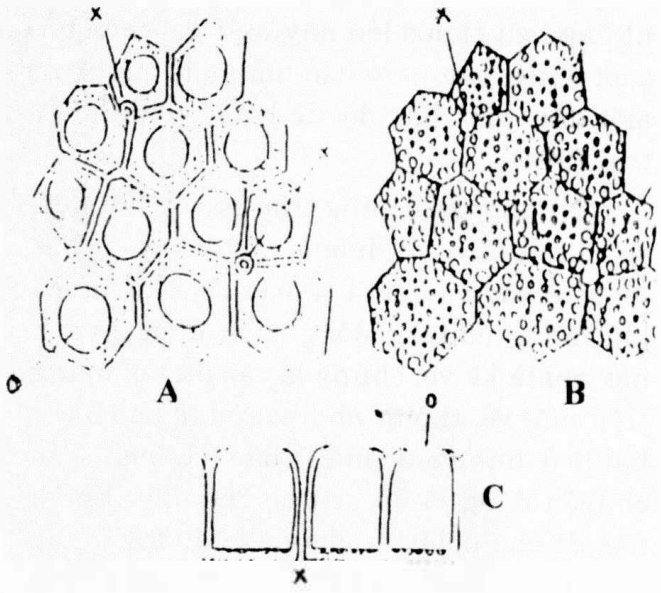
Hoa văn trên vỏ tế bào được tạo thành do độ dày mỏng khác nhau của vách hay do cấu trúc của các khoang trong vách tế bào.

Lớp Tảo silic trung tâm hoa văn có cấu trúc tinh vi, có thể chia thành những dạng sau:

- Dạng lỗ nhỏ thông với bên ngoài.

- Dạng buồng nhỏ xuyên qua vỏ, khác với dạng trên là ở giữa phình to thành buồng nhỏ.

- Dạng buồng có miệng hở thông với phía trong tế bào. Loại hoa văn này có cấu trúc rất phức tạp, trên mặt tiếp xúc với môi trường là những lỗ rất nhỏ có màng bao phủ gọi là lỗ rây, ở giữa buồng có dạng lục giác đều, trong cùng lại có dạng lỗ tròn to thông với khoang tế bào gọi là lỗ giữa, do vậy dưới kính hiển vi quang học ở độ chiết quang khác nhau các hoa văn có hình thay đổi, tròn hay lục giác. Chỗ tiếp xúc của ba hoặc bốn hoa văn có thể có lỗ rất nhỏ thông với bên ngoài gọi là lỗ thông (H. 101).



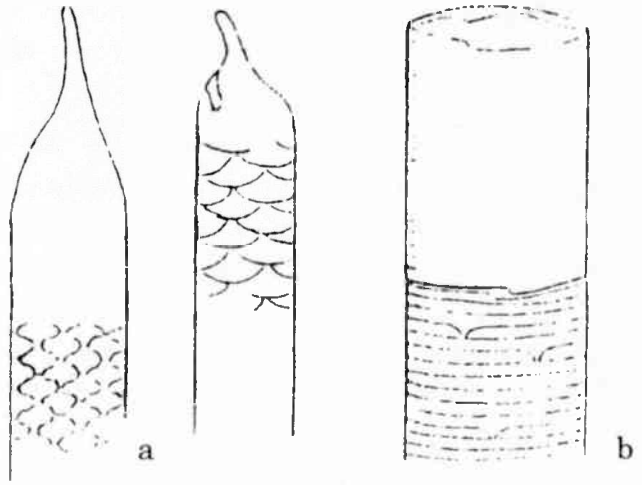
Hình 101:

Cấu tạo vách tế bào *Coscinodiscus asteromphalus*
A. Mặt tiếp xúc nội chất
B. Mặt tiếp xúc môi trường
C. Lát cắt qua vách tế bào
o - lỗ giữa, x - lỗ thông, r - lỗ rây

- Dạng buồng có miệng hở thông với bên ngoài, dạng này cấu trúc ngược với dạng buồng nhỏ xuyên qua vỏ là lỗ giữ ở mặt ngoài, lỗ rây ở trong thông với khoang tế bào.

- Dạng vẩy cá hay mắt lưới là do các gai nhỏ, ngắn, cong, xếp thành hàng cong dạng vẩy cá hoặc mắt lưới, có ở *Rhizosolenia* (H.102a).

- Dạng cổ áo là các đường vân chạy vòng quanh tế bào, hai đầu uốn cong và nối vào đường vân bên cạnh giống như hình cổ áo, có ở *Guynadia* (H. 102b).



Hình 102:
(a) Dạng vẩy cá ở *Rhizosolenia*
(b) Dạng cổ áo ở *Guynadia*

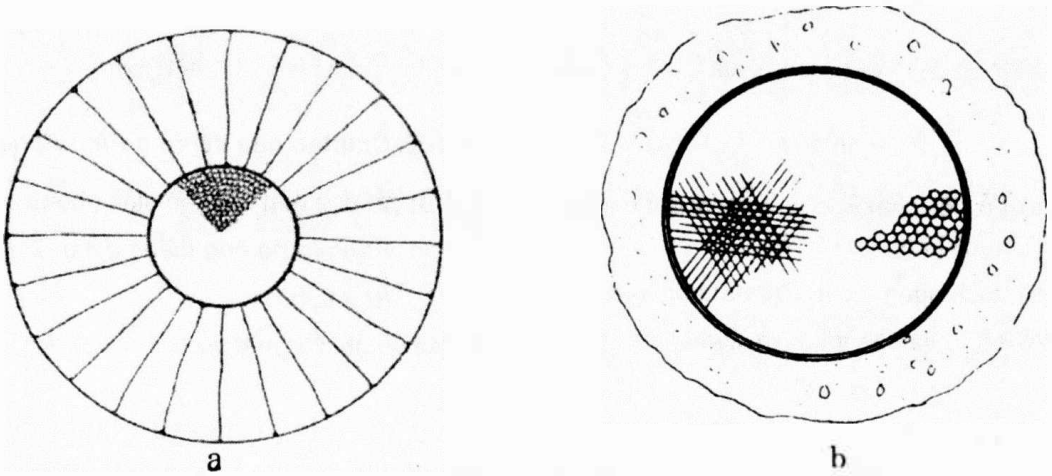
Ngoài các hoa văn, trên mặt vỏ tế bào ở một số loài có các cấu tạo nổi lên làm cơ quan liên kết tạo tập đoàn hoặc để tăng diện tiếp xúc với nước. Có thể có các dạng sau:

- *Sừng hay u lồi:* là vách tế bào (thường ở mặt vỏ) có các phần phát triển nhô cao thành hình đặc trưng cho loài, chủ yếu là để liên kết các tế bào thành tập đoàn (H.100).

- *Lông gai* là vách tế bào kéo dài ở hai đầu hoặc ở viền mép mặt vỏ thành các gai to nhỏ, dài ngắn với hình dạng khác nhau. Một số loài trong lông gai có tế bào chất với các hạt thể màu, vách lông gai có thể có hoa văn hay gai nhỏ. Các lông gai có thể là cơ quan ngoắc nối các tế bào thành tập đoàn hoặc chỉ là để tăng khả năng nổi cho tế bào.

- *Gai* là bộ phận có cấu trúc và chức năng giống lông gai, nhưng thường to, dài hoặc ngắn tùy loài.

- *Cánh phù du* có ở một số loài là do mép mặt vỏ có các đường gân tỏa ra, giữa các gân có vách mỏng như màng tạo thành cánh phù du có tác dụng làm tăng diện tiếp xúc. Có khi cánh phù du chỉ là chất nhầy do tế bào tiết ra (H.103).

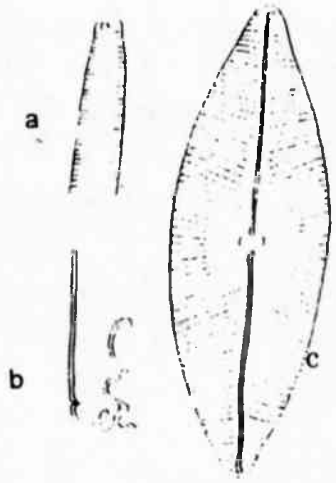


Hình 103: (a) cánh màng (b) cánh là chất nhầy

Lớp Tảo silic lông chim hoa văn đơn giản hơn, dưới kính hiển vi quang học chúng có dạng các đường vạch liền hoặc là các chấm xếp thành hàng vuông góc hoặc xiên với trục dọc tế bào. Chúng có thể hoặc không ngắt ra tạo một dải trơn dọc tế bào gọi là vùng trục (H. 104a). Các đường hoa văn tạo thành do mặt ngoài hay mặt trong vách tế bào lồi lên lõm xuống theo một trình tự nhất định, làm cho độ chiết quang không đồng đều dưới kính hiển vi nên có dạng các đường vạch, các chấm, dạng sườn v.v. Một số loài, vách ở hai đầu tế bào thường phát triển vào trong khoang thành các vách ngăn (H. 104b).

Những loài không có kẽ vỏ thì vùng trục là một dải nhẵn. Những loài có kẽ vỏ, chúng thường nằm ở giữa vùng trục, có dạng một hay vài đường chỉ nhỏ hoặc to chạy dọc trục dọc từ đỉnh tới giữa tế bào (H.104c). Kẽ vỏ là cơ quan vận động, gồm hai rãnh, rãnh trong và rãnh ngoài. Rãnh trong là một khe hẹp thông với khoang tế bào, có hai đầu ở hai cực tế bào dạng phễu, khe chạy dọc theo vùng trục, đến giữa tế bào thì cùng đổ vào một ống vuông góc với chúng và nối với rãnh ngoài. Rãnh ngoài là khe hẹp thông với môi trường, bắt đầu từ ống thông với rãnh trong, chạy dọc vùng trục về hai cực tế bào, ở đó chúng cong lại và thông với khoang tế bào gọi là khe cực.

Nội chất chảy vào khe cực rồi chảy theo rãnh ngoài, đến giữa tế bào đổ qua ống nối vào rãnh trong chảy về cực tế bào. Nội chất khi chảy trong rãnh ngoài đã tạo ra ma sát với nước đẩy tế bào đi (H. 105).

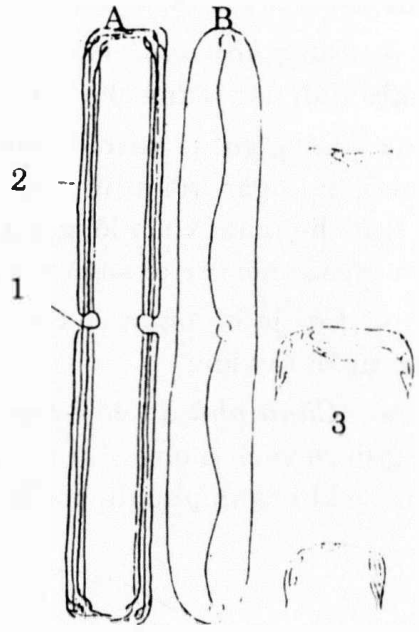


Hình 104:

(a) Lỗ tiết chất keo ở *Synedra* và vùng trục không có kẽ vỏ,

(b) Vách ngăn ở chi *Grammatophora*,

(c) Kẽ vỏ và vân vỏ ở *Navicula*.



Hình 105: **Cấu tạo của kẽ vỏ ở *Pinnularia*** *(theo Smith)*

A. Mặt cắt dọc mặt đai khe hình phễu,

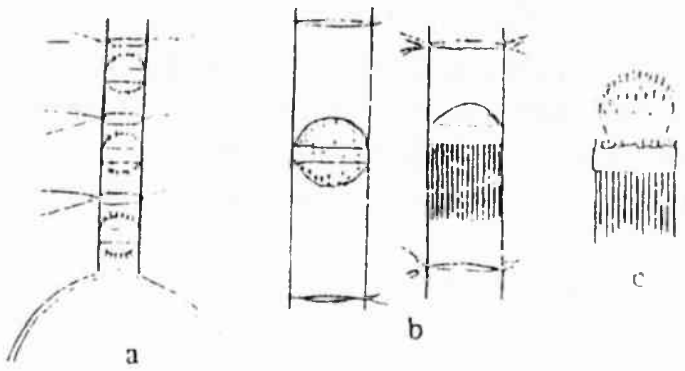
1. Rãnh trong ống thẳng đứng, 2. Rãnh ngoài,

3. Khe cực.

B. Kẽ vỏ nhìn từ mặt vỏ

Ngoài cấu trúc vách tế bào, thể màu, chất dự trữ và bào tử ngủ cũng là đặc điểm đặc trưng cho một số taxon. Thể màu thường có dạng bản hay hạt màu vàng hoặc vàng nâu. Chất dự trữ có hoặc không, nếu có thường là các giọt dầu hình cầu màu sáng hơi vàng hoặc xanh lam. Bào tử ngủ là hình thức thích nghi với các điều kiện môi trường

không thuận lợi của một số loài thuộc các chi *Chaetoceros* và *Melosira*. Bào tử ngủ hình thành bên trong tế bào dinh dưỡng, nó cũng có hai mảnh vỏ lắp lại với nhau thành hình cầu hay hơi dẹt, trên bề mặt có gai hay nhẵn (H.106). Hình dạng và gai của bào tử ngủ là các đặc điểm đặc trưng cho từng loài.



Hình 106: **Bào tử ngủ ở Chaetoceros** *(theo Hustedt.)*
(a) *Ch. affinis*, (b) *Ch.teres*, (c) *Ch. Lauderi*

Nguyên sinh chất trong suốt làm thành lớp mỏng nằm dưới vách tế bào hay thành khối nhỏ ở trung tâm tế bào và có nhiều sợi nguyên sinh chất nối với vách tế bào, còn lại của khoang tế bào là không bào. Trong nguyên sinh chất có thể màu dạng bản hình chữ H ở lớp Tảo silic lông chim hay hình hạt, hình đĩa ở Tảo silic trung tâm. Thành phần sắc tố có diệp lục a, c, carôtin và xanthophin. Sản phẩm đồng hóa cũng giống như các ngành trong nhóm sắc tố vàng là chrysolaminaran và dầu, thường tập trung thành giọt màu da cam, ngoài ra còn có volutin cũng tập trung thành giọt nhưng có màu xanh lam.

Sự hình thành vách tế bào: hợp tử lúc đầu có một màng sinh chất bao bọc, sau đó các túi hình thành từ thể golgi dời đến tập trung ở dưới màng sinh chất, sau đó tan ra tạo thành màng mỏng (silicalemma) và từ đây bắt đầu quá trình lắng tụ silic. Mặt vỏ hình thành trước, sau đó đến hai vách bên và cuối cùng hình thành màng nội chất bao bọc tế bào chất. Cơ chế hình thành hoa văn trên mặt vỏ không được rõ.

SINH SẢN

Tảo silic sinh sản sinh dưỡng là chủ yếu. Khi sinh sản nội chất của tế bào phân đôi, đồng thời hai mảnh vỏ tách ra, mỗi nửa nội chất nhận một mảnh vỏ của tế bào mẹ rồi tổng hợp mới mảnh thứ hai. Khi gặp điều kiện bất lợi Tảo silic có thể hình thành bào tử nghỉ. Sinh sản hữu tính là đẳng giao ở lớp Tảo silic lông chim và noãn giao ở lớp Tảo silic trung tâm, giao tử đực có một roi và roi chỉ có 9 đôi sợi ngoại biên, không có đôi trung tâm (phần sinh sản này đã được trình bày kỹ ở *Giáo trình Thực vật học*).

Phân bố và vai trò của tảo silic trong hệ sinh thái nước và đối với con người (*xem trong giáo trình Thực vật học*). Hiện ở Việt Nam đã phát hiện được khoảng 700 taxon bậc loài và phân loài. Trong đó lớp tảo silic trung tâm có khoảng 300 taxon và lớp tảo silic lông chim có khoảng 400 taxon. Về môi trường sống, trong số 700 taxon đó có khoảng 400 taxon phát hiện sống trong nước lợ và nước mặn còn 300 taxon phát hiện sống trong nước ngọt (Đặng Thị Sy, 2001).

3.2.8.2. Phân loại

1. Mặt vỏ từ hình tròn đến hình elíp, ít khi là hình nhiều góc. Hoa văn hoặc các chấm trên mặt vỏ sắp xếp tỏa tròn, đồng tâm hoặc lệch tâm, ít khi là lộn xộn. Không có kẽ vỏ..... Lớp Tảo silic trung tâm - Centricophyceae

1. Mặt vỏ có nhiều hình nhưng không tròn. Vân vỏ hoặc các chấm trên mặt vỏ sắp xếp đối xứng hai bên. Có kẽ vỏ hoặc vùng trục..... ..... Lớp Tảo silic lông chim - Pennatophyceae

LỚP 1 - TẢO SILIC TRUNG TÂM - CENTRICOPHYCEAE

Tế bào hình trụ, hình đĩa, hình lăng kính, ít khi có hình thấu kính lồi hay hình cầu. Tiết diện ngang thường là tròn, gần tròn, tam giác, nhiều cạnh hay elíp, ít khi hình trăng non. Nhiều chi trên mặt vỏ có mấu hay lông cứng. Hoa văn trên mặt vỏ sắp xếp tỏa tròn đồng tâm hay lệch tâm, ít khi lộn xộn. Thể màu thường nhiều, hình hạt nhỏ hay bản, ít khi là đơn độc.

1. Tảo sống đơn độc hay tạo thành tập đoàn hình sợi. Tế bào có hình trụ dài, mặt cắt ngang có hình bầu dục hoặc gần tròn. Mặt vỏ rất lồi, kéo dài hình dùi hoặc vát một bên, nếu không thì ở mép vỏ hoặc gần giữa mặt vỏ có một gai nhỏ..... .....Bộ Tảo silic hình ống - Soleniales

1. Tảo sống đơn độc hoặc tạo tập đoàn hình sợi hoặc chuỗi. Tế bào hình hộp tròn. Hộp nhiều góc hoặc múi bưởi, mặt cắt ngang hình tròn, hình bầu dục, hình nhiều cạnh hoặc hình bán nguyệt. Mặt vỏ phẳng hoặc không..... 2

2. Tảo sống đơn độc hay tạo tập đoàn hình sợi hoặc chuỗi nhờ mấu dạng ống. Tế bào hình hộp tròn, mặt cắt ngang hình tròn. Mặt vỏ phẳng hoặc không..... .... Bộ Tảo silic hình đĩa - Discales

2. Tảo sống đơn độc hay tạo tập đoàn hình chuỗi nhờ sừng hoặc gai ở mép vỏ. Tế bào hình hộp nhiều góc hoặc hình múi bưởi..... 3

3. Tảo sống đơn độc. Tế bào hình múi bưởi, mặt vỏ hình bán nguyệt .... Bộ Tảo silic hình bán nguyệt - Rutilaviales

3. Hầu hết tảo sống thành tập đoàn hình chuỗi nhờ sừng hoặc gai ở mép vỏ. Tế bào hình hộp nhiều góc. Các góc thường có u lồi lên thành sừng hoặc lông gai vươn ra. Mặt cắt ngang hình bầu dục hay hình nhiều cạnh, rất ít khi là hình tròn.... .... Bộ Tảo silic hình hộp - Biddulphiales

BỘ 1. TẢO SILIC HÌNH ĐĨA - DISCALES

Tảo sống đơn độc hoặc thành tập đoàn hình sợi hay hình chuỗi. Tế bào hình hộp, hình trụ, hình đĩa, hình lăng kính hoặc gần hình cầu. Mặt cắt ngang tế bào là hình tròn, gần tròn, tam giác hay hình nhiều cạnh. Vân hoa trên mặt vỏ thường là mắt lưới hoặc điểm hay gân xếp thành tia tỏa từ trung tâm mặt vỏ.

1. Tảo thường sống đơn độc. Tế bào hình hộp tròn ngắn, hình lăng kính hoặc hình đĩa.....Họ tảo silic hình đĩa - Coscinodiscaceae

1. Tảo thường sống thành tập đoàn, ít khi sống đơn độc.....2

2. Tảo sống thành tập đoàn.....3

2. Tảo sống đơn độc. Mặt vỏ lồi lên thành nửa hình cầu..... .... Họ tảo silic gai vòng mũ - Corethronaceae

3. Tập đoàn tạo thành do các tế bào nối với nhau bằng cả mặt vỏ gép sát nhau nhờ chất keo..... 4

3. Tập đoàn tạo thành không phải bằng cách trên.....5

4. Tế bào hình hộp tròn. Mặt đai thường có cấu tạo vân hoa..... .... Họ tảo silic chuỗi thẳng- Melosiraceae

4. Tế bào hình trụ tròn dài, mặt đai có vân vòng đai..... ..... Họ tảo silic hình trụ nhỏ - Leptocylindraceae

5. Tập đoàn tạo thành do các tế bào nối với nhau bằng sợi keo.....
.....Họ tảo silic nối dây - Thalassiosiraceae

5. Tập đoàn tạo thành do các tế bào nối với nhau bằng gai hoặc lông gai.....6

6. Viền mép vỏ có gai mịn nối các tế bào thành chuỗi thẳng, các gai song song với trục chuỗi tế bào.....Họ tảo silic tơ xương - Skeletonemaceae

6.Viền mép vỏ có gai nối các tế bào thành chuỗi thẳng, các gai vuông góc với trục chuỗi.....Họ tảo silic lông gai tia - Bacteriastraceae

BỘ 2. TẢO SILIC HÌNH ỐNG - SOLENIALES

Tảo sống đơn độc hoặc thành tập đoàn hình sợi. Tế bào hình trụ dài, mặt vỏ tròn hoặc elip, thường lồi lên hình dùi dài, hình chóp, chóp lệch hoặc vát một bên. Nếu không lồi lên thì ở mép hoặc ở giữa mặt vỏ có một gai nhỏ. Vách tế bào mỏng, các vân hoa thường khó nhìn thấy ở các loài cỡ nhỏ. Bộ chỉ có một họ tảo silic rễ ống Rhizosoleniaceae Schrod. Họ chỉ có một chi tảo rễ ống *Rhizosolenia* (Ehr.) Brightw.

BỘ 3. TẢO SILIC HÌNH HỘP - BIDDULPHIALES

Tảo sống đơn độc hoặc sống thành tập đoàn hình chuỗi nhờ các lông gai hoặc gai hay sừng móc nối với nhau. Tế bào hình hộp, mặt vỏ tế bào phần lớn là hình bầu dục, hình thoi, một số là hình tam giác, tứ giác, rất ít khi là hình tròn. Trên hai cực của mặt vỏ hình bầu dục, hoặc ở các góc mặt vỏ hình đa giác có lông gai, sừng hoặc u. Mặt đai phần lớn là hình chữ nhật, chiều cao ngắn hơn hoặc dài hơn chiều rộng một ít. Thể màu hình hạt hoặc tấm.

1. Mặt vỏ tế bào hình bầu dục, ít khi gần tròn. Hai cực của mặt vỏ có hai lông gai dài, giao chéo với hai lông gai của mặt vỏ tế bào kế cận ngay ở phần gốc gai tạo tập đoàn chuỗi, ít khi sống đơn độc.....Họ tảo silic lông gai - Chaetoceraceae

1. Mặt vỏ tế bào hình thoi, hình tam giác hoặc tứ giác. Các cực hoặc các góc mặt vỏ có sừng ngắn, sừng hình dùi hay gai.....2

2. Tảo sống đơn độc hoặc thành tập đoàn hình chuỗi, hai cực hoặc góc của mặt vỏ có sừng ngắn, có khi thành dùi, có khi là gai.....
.....Họ tảo silic hình hộp - Biddulphiaceae

2. Tảo sống thành tập đoàn, hai cực mặt vỏ có u lồi rõ hoặc không rõ, không có gai. Tế bào thường cong, chuỗi tế bào thường xoắn.....
..... Họ tảo silic thân cong - Eucampiaceae

BỘ 4. TẢO SILIC HÌNH BÁN NGUYỆT - RUTILARIALES

Mặt vỏ tế bào hình bán nguyệt, hình thuyền hoặc hình cung. Hoa văn dạng bức xạ, sắp xếp có quy luật hoặc không. Theo tài liệu nước ngoài bộ có ba họ nhưng ở Việt Nam chỉ gặp một họ tảo silic bán nguyệt Hemidiscaceae Van Heurck.

LỚP 2. TẢO SILIC LÔNG CHIM - PENNATOPHYCEAE

Tế bào hình kim, hình que, hình thước, hình thoi, hình mũi mác, hình thuyền, hình bản, hình nêm hay hình trứng. Mặt vỏ hình thoi dài, hình lá, hình dải, hình thuyền, hình trứng, hình nêm, hình thước, hình trái xoan, hình elip, hình mũi mác, hình trăng non, có khi gần tròn. Trên mặt vỏ có hoa văn xếp đối xứng hai bên kiểu lông chim đối xứng qua trục dọc, thường ngắt quãng ở giữa gọi là vùng trục. Trên vùng trục

có kẽ vỏ hoặc không. Những loài không có kẽ vỏ hay chỉ có kẽ vỏ trên một mặt vỏ thì không có khả năng chuyển động. Những loài có kẽ vỏ trên cả hai mặt vỏ có khả năng chuyển động. Trên vách tế bào không có u hoặc gai. Thể màu thường là hình bản, ít khi là hình hạt.

1. Tế bào hình que, hình thoi dài, hình nêm. Thường sống thành tập đoàn hình băng, zíc zắc, hình sao v.v. Không có kẽ vỏ.....Bộ tảo silic không có kẽ vỏ - Araphinales

1. Tế bào hình thoi, hình thuyền, hình mũi mác, hình trứng v.v. Thường sống đơn độc. Có kẽ vỏ phôi thai hoặc phát triển ở một hoặc ở cả hai mặt vỏ.....Bộ tảo silic có kẽ vỏ - Raphinales

BỘ 1. TẢO SILIC KHÔNG CÓ KẼ VỎ - ARAPHINALES

Tảo thường sống thành tập đoàn hình băng, hình bó, hình chuỗi, hình zíc zắc, hình quạt, hình sao, ít loài sống đơn độc. Mặt vỏ có cấu tạo đối xứng, thường là hình elíp hẹp hoặc hình thước, có khi hình chùy. Vùng trục nhẵn kéo dài theo trục dọc mặt vỏ. Hai bên vùng trục là các vân ngang, cũng có khi là sườn.

1. Mặt đai có những đường viền và vách ngăn.....Họ Tabellariaceae

1. Mặt đai không có vách ngăn, đường viền ít phát triển, khó thấy.....Họ Fragilariaceae

BỘ 2. TẢO SILIC CÓ KẼ VỎ - RAPHINALES

Tảo sống đơn độc hay tập đoàn. Mặt vỏ rất đa dạng, từ hình thước đến elíp rộng, hình trăng non, hình trứng đến gần tròn. Có vùng trục hoặc không. Kẽ vỏ phôi thai hoặc hoàn chỉnh, là đường liên tục hoặc ngắt quãng, có trên cả hai hoặc chỉ một mặt vỏ. Mặt vỏ và mặt đai có hoa văn mịn hoặc thô dạng sườn hoặc tạo nên các ô.

1. Mặt vỏ không có vùng trục, hoa văn dạng đường vạch chạy ngang suốt mặt vỏ. Kẽ vỏ phôi thai ở hai đầu..... Bộ phụ tảo silic có kẽ vỏ phôi thai - Raphidioineae

1. Mặt vỏ có vùng trục rộng hoặc hẹp, có kẽ vỏ ở một hoặc hai mặt vỏ..... 2

2. Kẽ vỏ chỉ có ở một mặt vỏ..... Bộ phụ tảo silic có một kẽ vỏ - Monoraphineae

2. Kẽ vỏ có ở cả hai mặt vỏ.....3

3. Kẽ vỏ hình khe nằm giữa mặt vỏ hoặc lệch một chút ít.....Bộ phụ tảo silic có hai kẽ vỏ - Biraphineae

3. Kẽ vỏ hình ống hoặc khoang nằm ở mép vỏ.....Bộ phụ tảo silic có kẽ vỏ đặc biệt - Aulonoraphineae

Bộ phụ 1. TẢO SILIC CÓ KẼ VỎ PHÔI THAI - RAPHIDIOINEAE

Hoa văn là đường vạch chạy ngang mặt vỏ, không để lại vùng trục, trừ ở hai cực mặt vỏ hoa văn ngắt quãng tạo vùng trục ngắn trong có kẽ vỏ ngắn. Có một họ Eunotiaceae

Bộ phụ 2. TẢO SILIC CÓ MỘT KẼ VỎ - MONORAPHINEAE

Mặt vỏ tế bào hình elíp, hình thoi, hình mũi mác, hình trứng. Tảo sống đơn độc hoặc sống thành tập đoàn hình băng. Trên mặt vỏ của nửa vỏ lớn chỉ có vùng trục còn mặt vỏ của nửa vỏ nhỏ có vùng trục và kẽ vỏ. Hoa văn là đường vạch liền hay các chấm

xếp thành hàng vuông góc hoặc chéo so với trục dọc. Thể màu hình bản lớn hoặc hình hạt nhỏ. Bộ này có một họ tảo silic thân cong là Achnanthaceae West.

Bộ phụ 3. TẢO SILIC CÓ HAI KẼ VỎ - BIRAPHINEAE

Bộ phụ này có một số lượng loài lớn. Hình thái tế bào rất đa dạng như hình gậy thẳng hoặc cong, hình lưỡi liềm, hình thuyền, hình thoi, hình bầu dục, gần tròn và cong yên ngựa. Hai mặt vỏ đều có kẽ vỏ, có một hoặc vài kẽ vỏ thẳng hoặc cong. Thường có nốt giữa và nốt ở hai cực. Mặt đai thường có hình chữ nhật. Thể màu thường có một vài cái hình bản lớn.

1. Mặt vỏ tế bào hình thoi, phẳng hoặc cong, hình trứng, bầu dục hoặc gần tròn.....2

1. Mặt vỏ tế bào hình lá, hình thước. Kẽ vỏ có dạng một hàng các chấm nằm lệch về một mép vỏ.....Họ tảo silic kẽ vỏ lệch - Nitzshiaceae

2. Mặt vỏ tế bào hình thoi, phẳng hoặc cong. Kẽ vỏ ở giữa vùng trục thẳng hoặc cong theo mặt vỏ.....Họ tảo silic hình thuyền - Naviculaceae

2. Mặt vỏ tế bào hình trứng, hình bầu dục hoặc gần tròn. Kẽ vỏ hình khoang nằm hai bên mép vỏ.....Họ tảo silic hoa văn dạng sườn - Surirellaceae

Bộ phụ 4. TẢO SILIC CÓ KẼ VỎ ĐẶC BIỆT - AULONORAPHINEAE

Tế bào hình thước thẳng hoặc cong, hình que, hình kim. Mặt vỏ hình elíp, hình thoi, hình trứng, hình trái xoan hoặc hình yên ngựa. Kẽ vỏ là các chấm thô hay mịn, ống hoặc khoang, thường nằm lệch về mép vỏ. Kẽ vỏ ở họ Surirellaceae thông với các khoang tế bào.

1. Kẽ vỏ là các chấm ở mép vỏ, nhìn rõ hoặc hoàn toàn không rõ....Họ Epithemiaceae

1. Kẽ vỏ nhìn thấy là các chấm hoặc phát triển thành các khoang rõ ràng.....2

2. Kẽ vỏ là các chấm nằm lệch về một mép vỏ.....Họ *Nitzschiaceae*

2. Kẽ vỏ hình ống nằm xung quanh mép vỏ.....Họ Surirellaceae

3.2.9. Ngành tảo nâu - Phaeophycophyta

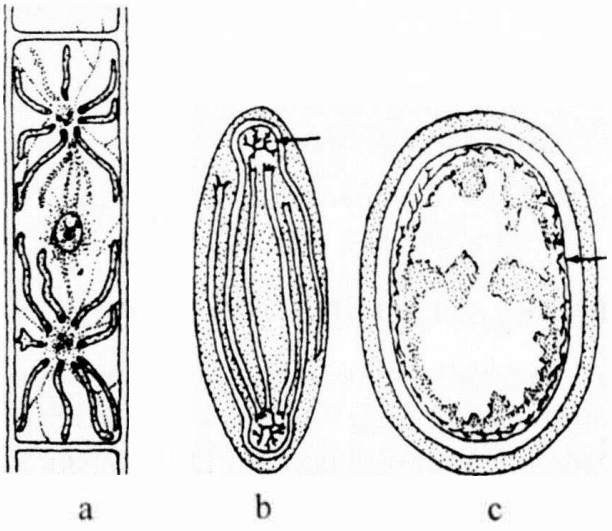
3.2.9.1. Đặc điểm sinh học

Ngành này trên thế giới đã phát hiện được khoảng 250 chi với trên 1500 loài, trong đó chỉ có 5 chi sống ở nước ngọt. Việt Nam mới phát hiện được khoảng 150 loài sống ở nước lợ và nước mặn ở vùng triều và dưới triều, có thể gặp ở độ sâu 20m (Nguyễn Hữu Đại, 2001).

Tảo có cấu trúc đa bào, kích thước có thể là hiển vi tới độ lớn 60m như ở *Macrocystis*. Một số loài có dạng sợi một hàng tế bào phân nhánh như ở bộ Ectocarpales và họ Myrionemataceae của bộ Chodariales, còn hầu hết là dạng bản có từ hai đến nhiều lớp tế bào. Tản phân hóa thành thân, rễ và lá giả. Rễ giả có dạng sợi, dạng nón hay dạng con thoi, làm nhiệm vụ gắn tản vào gía thể. Thân giả tròn hoặc dẹt. Lá giả có ba loại là lá dinh dưỡng hình bản to hoặc nhỏ, mép lá phẳng hay răng cưa; lá nổi là các bóng khí nằm rải rác trên tản; lá sinh sản mang cơ quan sinh sản.

Trên tản một số bộ (Laminariales, Fucales) có sự phân hóa tế bào về hình thái và chức phận tùy thuộc vào vị trí của chúng ở trên tản. Như ở thân, tế bào lớp ngoài tròn, lớp trong dài hay vuông và ở giữa có dạng sợi, trụ hoặc ống. Vách tế bào có xenluloza là chính và axit anginic, bên ngoài thường có lớp slimy hoặc gummy. Axit anginic có thể chiếm tới 24% trọng lượng khô tế bào, nó là một polyme của axit 5 các bon (D-mannuronic và L-guloronic) có trong vách tế bào và gian bào. Các anginat có vai trò cấu trúc và trao đổi ion. Một số loài vách tế bào nhiễm $CaCO_3$. Thể màu có thể chỉ có một hay vài cái hoặc nhiều trong mỗi tế bào, chúng có hình đĩa, hình bản hoặc hình phân nhánh, ở *Bachelotia* thuộc bộ Ectocarpales chúng có dạng hình sao đặc biệt (H.107a), hay sắp xếp thành vòng ở ngoại biên và có các thùy chạy dọc tế bào như ở *Sphacelaria* (H.107b,c). Sắc tố có diệp lục a, c; β, ε carotin, xanthophin, fucoxantin, zeaxantin, violaxantin v.v. Tùy thuộc vào tỷ lệ các sắc tố mà tảo nâu có màu xanh vàng, nâu hoặc nâu đất. Sản phẩm đồng hóa ở tảo nâu là dầu, manitol và laminarin như là chất thay thế tinh bột ở thực vật bậc cao.

Sinh trưởng ở tảo nâu thực hiện bằng nhiều cách khác nhau tùy loài, như sinh trưởng khuếch tán thấy ở hầu hết Ectocarpales và nhiều Chordariales. Sinh trưởng tập trung ở gốc một sợi hay một số sợi là ở Desmarestiales, Cutleriales và một số Chordariales. Bộ Sphacelariales, Dictyotales và Fucales sinh trưởng ở đỉnh. Mô phân sinh xen kẽ trên tản có ở Laminariales.



Hình 107:
(a) *Bachelotia antillarum* (Grun.) Gerloff, thể màu hình sao (b và c) *Sphacelaria*.
(b) Thể màu nhìn ở lát cắt dọc,
(c) Thể màu nhìn ở lát cắt ngang tạo vòng kín ở ngoại biên với các thùy (theo Bisalputra - 1974)

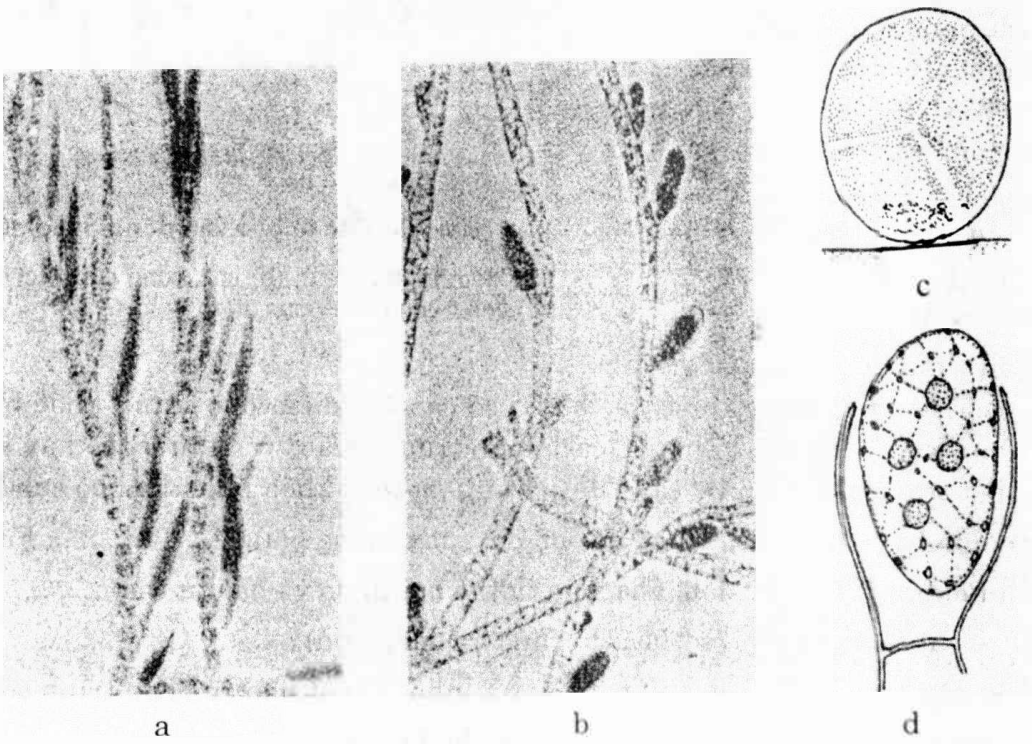
Sinh sản

Tảo nâu có hai kiểu cấu trúc cơ quan sinh sản. Kiểu một bao gồm cơ quan đa bào hoặc nhiều ô (H.108a), mỗi tế bào của chúng sản sinh một tế bào vận động. Cấu trúc này có thể là giao tử nang sản sinh tế bào hữu tính đơn bội khi nó ở trên cá thể đơn bội, hoặc có thể là bào tử nang sản sinh các tế bào vô tính lưỡng bội khi ở trên cá thể lưỡng bội. Hiện tượng giao tử không kết hợp mà phát triển thành cá thể mới cũng có thể xảy ra.

Kiểu cấu trúc thứ hai của cơ quan sinh sản là bào tử nang một ngăn (H.108b) là tế bào đơn độc, thường là hình cầu và được phình to. Nó thường là nơi giảm phân, vì vậy nó là bào tử nang đơn bội, mặc dù nhiều trường hợp không giảm phân cũng đã được biết. Tiếp theo giảm phân, các sản phẩm được giải phóng như các bào tử không chuyển động hoặc "tứ phân bào tử" (ở hầu hết Dictyotales), hoặc nhân đơn bội có thể phân chia nguyên nhiễm tạo một lượng lớn nhân, tế bào chất chia cắt thành 16, 32, 64, 128 hoặc hơn nữa các tế bào vận động đơn bội, rồi chúng được giải phóng.

Tất cả Tảo nâu giải phóng các tế bào vận động (H.109a) ở một số thời điểm trong chu trình sống của chúng, hoặc là các giao tử hoặc là các bào tử. Tế bào vận động hơi

không đối xứng, hơi hình thận, với hai roi không giống nhau đính ở bên hay dưới đỉnh. Roi thẳng đầu trước dài hơn và có hai hàng lông. Roi quật ra phía sau ngắn hơn và không có lông roi. Một số ngoại lệ, tinh trùng của Dictyotales có một roi có lông (H.109b). Tinh trùng ở Fucales có roi hướng thẳng đỉnh ngắn còn roi quật phía sau dài hơn. Một sự khác biệt nữa về tinh trùng của chúng là sự hiện có một cái giống vòi (H.109c) là phần lồi lên từ đỉnh tế bào (ở *Fucus*) hoặc dạng ngạnh hay phần phụ trên roi có lông (ở *Himanthalia*). Vòi của tinh trùng *Fucus* được xem như bộ phận để chúng gắn vào tế bào noãn.



Hình 108: **Các cấu trúc sinh sản** *(từ Bold, 1978)*

(a), (b) *Ectocarpus*: (a) các tổ chức nhiều ngăn; (b) các tổ chức một ngăn;

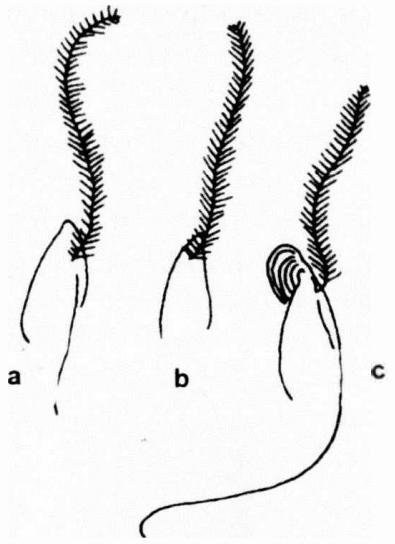
(c) *Dictyota*, bào tử nang một ngăn chứa bốn bào tử. (d) *Tilopteris*: đơn bào tử nang 4 nhân

Các mầm đa bào là biện pháp phụ thêm vào sinh sản vô tính ở *Sphacelaria*. Các bào tử đã sản sinh trong bào tử nang một ngăn của các thành viên bộ Dictyotales, thường có 4 hoặc 8 bào tử hình thành trong mỗi bào tử nang (H. 108c). Một kiểu khác biệt của bào tử đã khám phá ra ở Tilopteridales là một khối tế bào chất lớn có 4 nhân đã được giải phóng từ mỗi bào tử nang, và nó được coi là đơn bào tử (H. 108d).

PHÂN BỐ VÀ CÔNG DỤNG CỦA TẢO NÂU

Tảo nâu phần lớn sống ở vùng dưới triều, tạo thành thảm dày trong cả vùng rộng lớn có nền đáy là đá. Các thảm tảo nâu thường là nguồn thức ăn, nơi đẻ và trú ngụ của nhiều động vật biển, động bào tử và giao tử của chúng thường là thức ăn của động vật không xương sống. Các muối của axit anginic do có độ dính cao nên được cho vào thuốc nhuộm, vécni và sơn để tăng độ bền màu. Chất anginát dùng để sản xuất lớp màng chống chất phóng xạ. Nhờ chất anginát mà trong cơ thể tảo nâu sống thường lưu giữ lượng chất phóng xạ cao, do vậy nó thường được dùng làm sinh vật chỉ thị cho độ ô

nhiễm phóng xạ của vùng biển. Cũng do khả năng hấp thụ cao mà một số muối có tính chất vi lượng trong Tảo nâu khá cao nên nó còn được dùng làm thức ăn bổ sung để đề phòng bệnh thiếu một số chất như sắt hay iôt.



Hình 109: **Các tế bào vận động ở tảo nâu**

(a) kiểu động bào tử; (b) tinh trùng của Dictyotales; (c) tinh trùng của *Fucus* (theo Bold - 1978)

3.2.9.2. Phân loại

Ngành Tảo nâu theo Papenfuss (1955) chỉ để một lớp, Maekawa (1960) lại chia thành sáu lớp. Mặt khác có tác giả lại để Tảo nâu là một lớp trong ngành Chromophyta (Christensen, 1962, 1964) hoặc của ngành Chrysophyta (Dodge, 1974A). Dựa trên chu trình sống Kylin lại chia làm ba lớp (*Isogeneratae, Heterogeneratae* và *Cyclosporeae*).

Sự phân chia lớp thường khó tìm thấy ranh giới rõ ràng, trong khi đó các bộ lại có các đặc điểm đặc trưng khác biệt về chu trình sống, kiểu sinh sản hữu tính, cách sinh trưởng, cấu trúc tản và có hay không có hạch tạo bột trong thể màu. Do vậy ở đây chúng tôi theo khóa phân loại bộ của Bold.

1. Tản đơn bội (với pha bơi lội tự do đơn độc, pha lưỡng bội).....Fucales
1. Tản lưỡng bội (xen kẽ dạng của giao tử thể bơi tự do và bào tử thể).....2
2. Tản cấu trúc đơn sợi (sợi hoặc tổ chức mô mềm giả).....3
2. Tản cấu trúc nhiều sợi (như mô mềm) ít nhất ở một pha của chu trình sống...7
3. Chu trình sống bản chất là đồng hình (có thể hơi dị hình).....4
3. Chu trình sống dị hình (giao tử thể tương đối nhỏ, bào tử thể tương đối lớn).....5
4. Các mầm phân nhánh không chặt chẽ, phát triển bò; nhiều thể màu trong tế bào, có hạch tạo bột.....Ectocarpales
4. Các mầm với phát triển kiểu đĩa (các sợi gắn kết chặt chẽ); tế bào có một thể màu và không có hạch tạo bột.....Ralfsiales
5. Sinh sản hữu tính đẳng giao.....Chodariales
5. Sinh sản hữu tính noãn giao.....6
6. Sinh trưởng tản sợi với sợi đơn độc giới hạn cho mỗi trục (tổ chức đơn trục)... .....Desmarestiales
6. Sinh trưởng tản sợi với chùm sợi giới hạn cho mỗi trục và với một vùng mô phân sinh ở gốc mỗi sợi.....Sporochnales
7. Giao thế thế hệ đồng hình (trừ Cutleria); cả các pha có tổ chức mô mềm.....8
7. Giao thế thế hệ dị hình; chỉ một pha (hoặc thể giao tử hoặc thể bào tử, tùy thuộc bộ cụ thể) có cấu trúc mô mềm, pha khác là sợi hoặc giả mô mềm.....11
8. Sinh trưởng kiểu tản có sợi.....9
8. Sinh trưởng bởi các tế bào đỉnh (một hoặc nhiều).....10

9. Cấu trúc dạng sợi, với một hàng ở phần trên và nhiều hàng ở phần thấp hơn, hình thành đơn bào tử 4 nhân trên pha bào tử thể.....Tilopteridales

9. Cấu trúc không phải dạng sợi; tản dạng đĩa, dạng lá, dạng dải hoặc dạng trụ; chỉ hình thành bào tử nang một ngăn trên thể bào tử.....Cutleriales

10. Tản vươn thẳng, các trục bẹt; hình thành 4 hoặc 8 bào tử trong bào tử nang sinh sản hữu tính noãn giao.....Dictyotales

10. Tản vươn thẳng, các trục dạng ống; một lượng lớn tế bào chuyển động hình thành trong động bào tử nang một ngăn; sinh sản hữu tính dị giao (noãn giao có ở một số loài của alopteris).....Sphacelariales

11. Các tế bào dinh dưỡng với một thể màu dạng bản và một hạch tạo bột dễ thấy, tản lớn chỉ mang bào tử nang nhiều ngăn.....Scytosiphonales

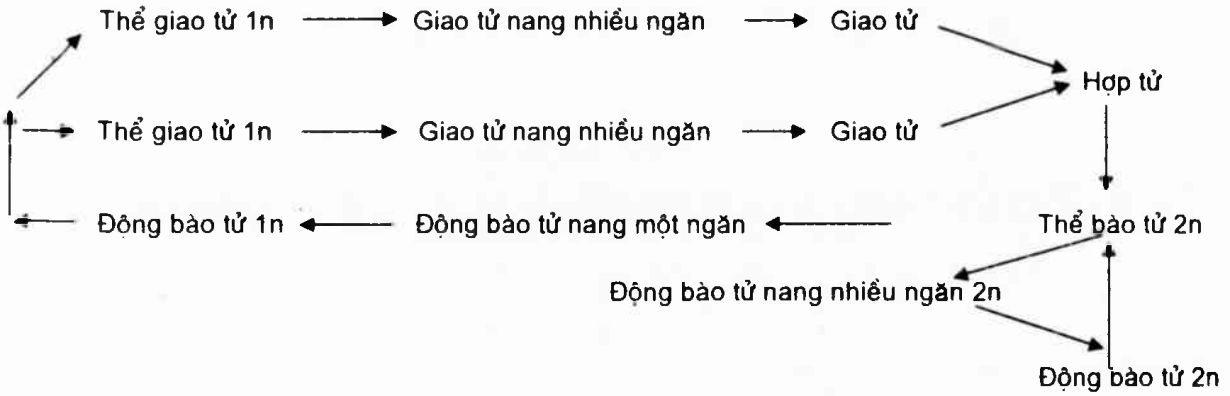
11. Các tế bào dinh dưỡng có nhiều thể màu, có hoặc không có hạch tạo bột; tản lớn điển hình, mang bào tử nang một ngăn.....12

12. Sinh trưởng ở đỉnh hay khuếch tán, sinh sản hữu tính đẳng giao.....Dictyosiphonales

12. Sinh trưởng bằng mô phân sinh xen giữa được hỗ trợ bởi hoạt động của lớp mô phân sinh mặt, sinh sản hữu tính noãn giao.....Laminariales

BỘ 1. ECTOCARPALES

Đây là bộ được xem là kém tiến hóa nhất của Tảo nâu. Trong chu trình sống có giao thế thế hệ đồng hình. Tản dạng sợi một hàng tế bào, phân nhánh nhiều tạo cụm, bám trên sỏi đá hay tảo lớn khác. Thể bào tử sản sinh bào tử nang một ngăn chứa nhiều động bào tử đơn bội và động bào tử nang nhiều ngăn, mỗi ngăn chứa một động bào tử lưỡng bội. Các động bào tử đơn bội sẽ phát triển thành thể giao tử còn các động bào tử lưỡng bội sẽ phát triển thành thể bào tử. Thể giao tử chỉ sản sinh các túi giao tử nhiều ngăn, nó giải phóng ra các giao tử đồng hình phân tính, có cấu tạo giống động bào tử. Các giao tử kết hợp tạo hợp tử rồi phát triển thành thể bào tử.



Hình 110: **Chu trình sống ở *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb.**

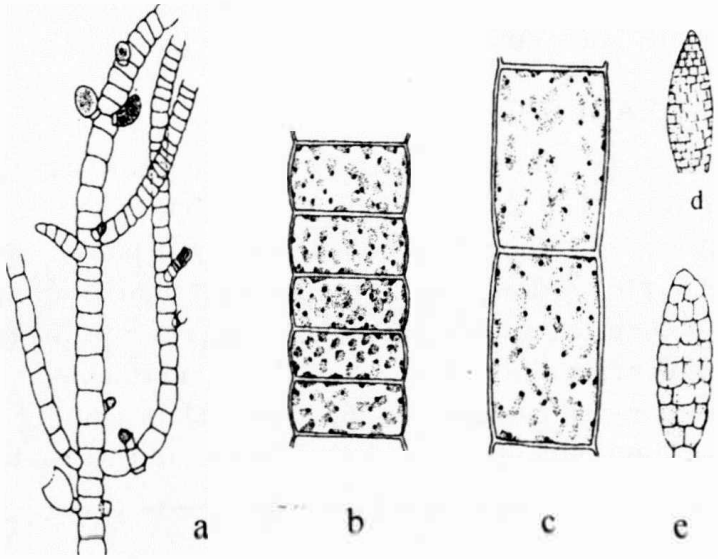
Sự luân phiên giữa hai thế hệ (H.110) thường diễn ra đều đặn ở vùng ôn đới, càng đi về vùng lạnh hơn thì thể giao tử càng hiếm, ngược lại càng đi về vùng nóng thì thể giao tử ưu thế hơn thể bào tử.

Ectocarpus zeylanius Bocrgesen, gặp ở đảo Phú Quốc. Tản có dạng bụi nhỏ, cao 1mm, bám trên tảo Codium, các nhánh chui vào mô vỏ cây chủ (H.111).

Feldmannia filifer Bocrgesen, gặp ở đảo Phú Quốc, theo tài liệu có ở Ấn Độ Dương. Tản có hai loại sợi bò và sợi đứng cao khoảng 1mm, bám trên tảo rong mơ già (H.112).

*Hình 111: **Ectocarpus** (theo Bold - 1978)*
(a) tản, (b) tế bào sinh dưỡng chứa thể màu dạng dải

Giffordia indica (Sond) Papenf. Et Chihara, gặp ở Quảng Ninh từ tháng 1 đến tháng 6, theo tài liệu có ở Ấn Độ Dương, Niu Dilân và Biển Đỏ. Tản gồm các sợi đứng thành từng bụi, cao khoảng 3-6cm, có "rễ" ngắn bám trên đá hay các rong khác ở vùng triều thấp hay dưới triều (H.113). *Pilayella littoralis* (L.) Kjellm., gặp ở đảo Phú Quốc, theo tài liệu có ở Bắc Mỹ. Tản có dạng bụi mịn như tóc, bám trên đá hay vỏ động vật thân mềm hoặc trên tảo khác ở vùng triều thấp hay dưới triều (H.114).



*Hình 112: **Feldmannia***

(a) Tản, (b) Các tế bào ở vùng phân chia tế bào, (c) Các tế bào trên vùng phân chia tế bào, (d) Tiểu bào tử nang (đực), (e) Đại bào tử nang (cái).

(Từ Bold - 1978: (a) (b) và (c) theo Kuckuck - Kommann; (d) (e) theo Cardinal)

Chillionema ocellata (Kuetz.) Kuck., gặp ở Nha Trang, theo tài liệu có ở châu Âu. Tản mọc thành đốm như nhung, cao 100-200mm, bám trên các rong lớn khác.

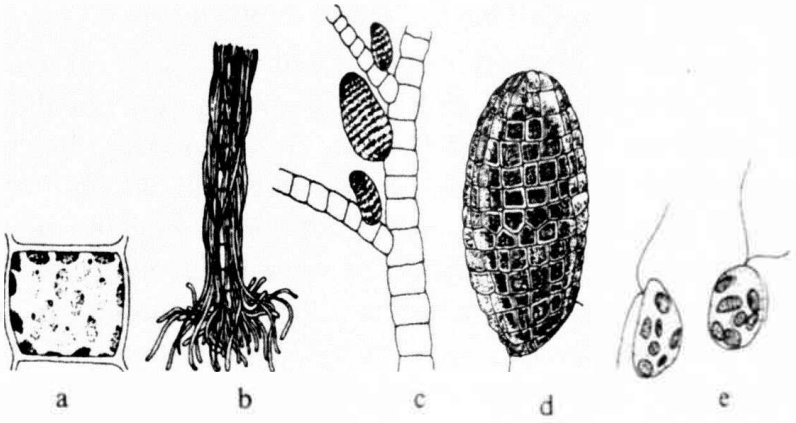
Myrionema strangulans Grev., gặp ở đảo Phú Quốc, theo tài liệu có ở châu Âu, châu Mỹ. Tản mọc thành đốm như nhung, bám trên rong mơ *S. turbinaria*.

Petroderma vietnamensis Pham Hoang., gặp ở đảo Phú Quốc. Tản mọc thành đốm như nhung mịn, cao hơn 1mm, bám trên rong mơ.

BỘ 2. RALFSIALES

Bộ này được Nakamura xác lập năm 1972 gồm hầu hết các dạng có vỏ cứng (trừ Analipus). Bộ có giao thế thế hệ đồng hình. Thể màu hình bản đơn độc không có hạch

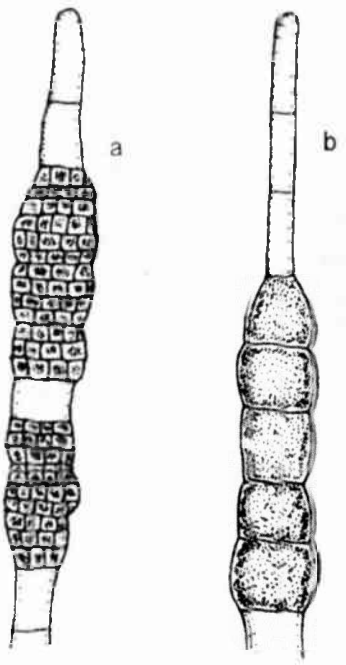
tạo bột. Biển Việt Nam có *Ralfsia fungiormis* (Gunn.) S. et G. Tản dạng nhiều bản màu nâu thẫm, bám trên đá hay vỏ động vật thân mềm ở vùng triều thấp từ tháng 1 tới tháng 4 ở ven biển Thanh Hóa.



Hình 113: Giffordia

(a) Tế bào sinh dưỡng với nhiều thể màu, (b) Gốc của trục với vỏ Rễ,
(c) Gắn trực tiếp của các cơ quan nhiều ô, (d) Cơ quan nhiều ô, (e) Động bào tử.
(Từ Bold, 1978: (a) (b) (c) và (d) theo Kuckuck -Kornmann; (e) theo Clayton)

BỘ 3. CHODARIALES



Hình 114: Pilayella littoralis

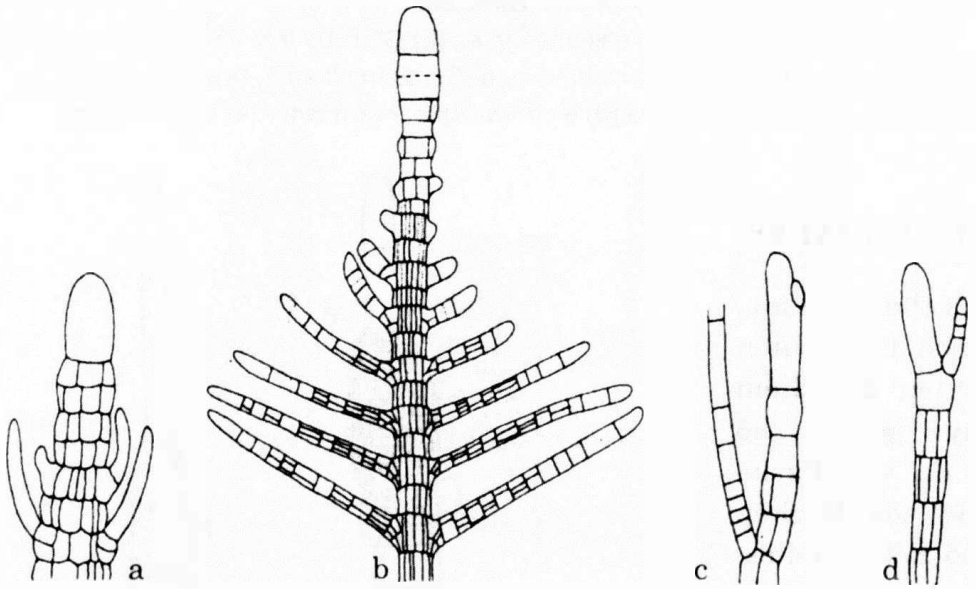
(a) loạt cơ quan nhiều ô, (b) loạt cơ quan một ô (theo Bold - 1978)

Bộ có hình thái đa dạng, một số loài kích thước hiển vi. Bộ còn nhiều đặc điểm nguyên thủy giống bộ Ectocarpales, do vậy Parke và Dixon (1964) còn để ghép chung trong bộ Ectocarpales. Trong chu trình sống có sự giao thế thế hệ dị hình giữa giao tử thể kích thước nhỏ và bào tử thể kích thước lớn nên để riêng một bộ là hợp lý. Bào tử thể mang cả động bào tử nang một ô và nhiều ô. Biển Việt Nam có 4 loài thuộc 3 chi, 2 họ. Loài *Mesospra schmidtii* Weber Bosse, gặp ở biển Nha Trang, Khánh Hòa, tản dạng phiến màu nâu thẫm, bám trên đá hay vỏ động vật thân mềm ở vùng triều thấp; *Nemacystus depiciens* (Suringar) Kuck. tản dạng bụi cao 10-20cm, sống bám trên đá hay vỏ động vật thân mềm hay trên rong khác. Phát triển từ tháng 1 đến tháng 6 ở Quảng Ninh và Hải Phòng; *Acrothrix pacifica* Okamura et Yamada, tản dạng bụi cao 10-20cm, sống bám nhờ "rễ" ngắn trên đá hay trên rong khác. Phát triển từ tháng 1 đến tháng 6 ở Hải Phòng.

BỘ 4. SPHACELARIALES

Phân bố ở cả vùng biển lạnh và biển ấm. Tản nhìn chung nhỏ, dạng các túm sợi, nhưng một số loài có thể đạt tới 15cm chiều dài. Sống bám trên đá hoặc phụ sinh với rễ bám. Tế bào chứa một số lớn thể màu hình thấu kính lồi với các hạch tạo bột không rõ.

Chi Sphacelaria Lyngbye, có thể thu thập ở mọi vùng triều, nhiều loài phân bố từ vùng cực tới các biển nhiệt đới. Tế bào đỉnh lồi (H.115a), phân chia cho những tế bào đốt sơ cấp gần tâm, các tế bào này kéo dài và phân chia ngang tạo hai tế bào đốt thứ cấp, các tế bào này phân chia dọc tạo khoảng 20 tế bào thành các lớp tương ứng các tế bào đốt thứ cấp ban đầu. Các nhánh bên thường vươn lên từ một tế bào chiếm toàn bộ chiều cao của một đốt thứ cấp (H.115b), như vậy bằng một nửa chiều dài của một đốt sơ cấp. Những lông thực đã phát triển bởi phân chia không đều của tế bào đỉnh, lông ban đầu nhỏ đã được xem như là tế bào đỉnh thực, nó biến thành lông thực (hay cành bên) và tế bào ở dưới lớn hơn cong lên tiếp tục là tế bào đỉnh (H.115c, d).



Hình 115. ***Sphacelaria***

(a) Đỉnh trục với tế bào đỉnh dễ thấy, (b) Kiểu phân nhánh nửa,
(c) (d) Hình thành lông trong kiểu phân nhánh toàn bộ (theo Sauvageau - 1929)

Bào tử thể chỉ hình thành động bào tử một ngăn ở 4°C, nhưng ở 12-20°C thì chỉ thể dinh dưỡng phát triển. Giao tử thể chỉ hình thành giao tử ở 4-12°C, ở 20°C chỉ thể dinh dưỡng phát triển (H.116).

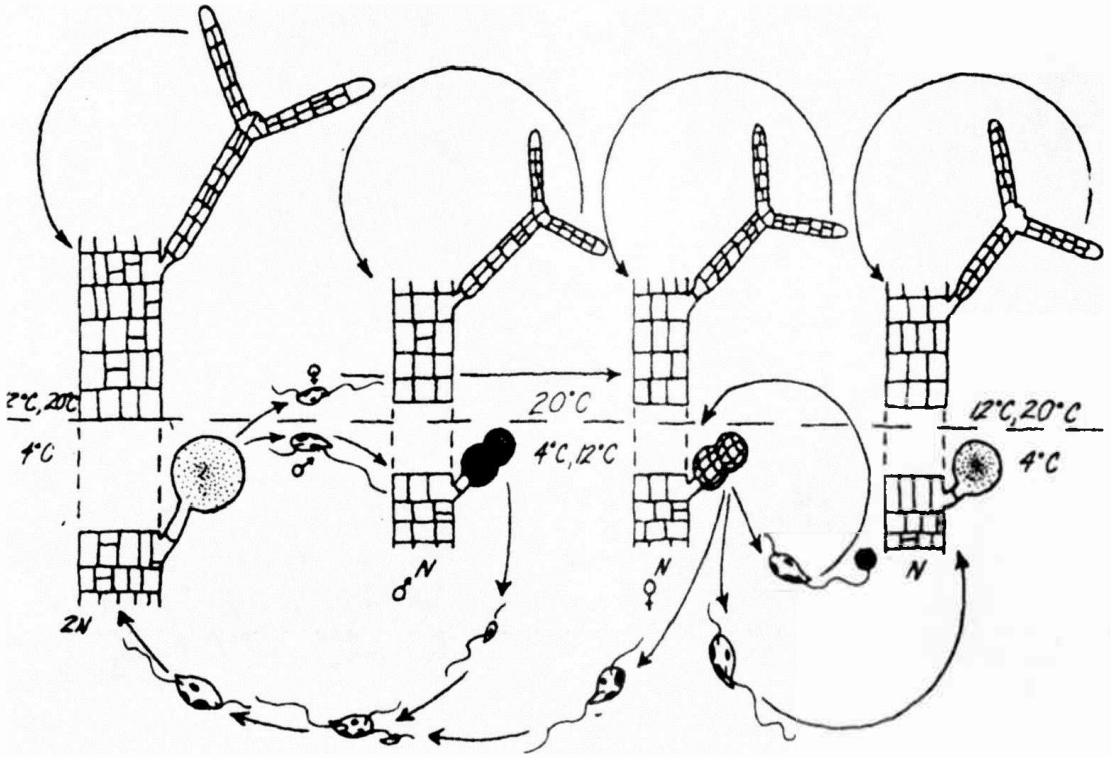
Biển Việt Nam gặp *S. ceylanica* Sauv ở vùng biển Nha Trang, Khánh Hòa. Tản tạo bụi nhỏ, cao 2-3mm. Sống bám hay ký sinh trên *Turbinaria ornata*, các sợi bò có thể nằm trong mô cây chủ. Gặp nhiều vào tháng năm.

BỘ 5. DICTYOTALES

Tảo có giao thế thế hệ đồng hình. Tản có dạng bản phân nhánh đôi hay dạng quạt. Bản có ba lớp tế bào là hai lớp vỏ gồm các tế bào biểu bì vuông có nhiều thể màu, lớp giữa có một hay vài hàng tế bào hình chữ nhật không màu. Mặt tản có lớp lông không màu, đến thời kỳ sinh sản rụng đi. Tản bám nhờ phần gốc hình nón.

Đặc trưng của bộ là sinh sản hữu tính noãn giao, các giao tử thể đơn tính. Noãn khí và hùng khí thường nằm trong các ổ xác định.

Thể bào tử mang các túi bào tử đứng xen kẽ với các lông, thường tập trung thành các vòng đồng tâm ở tản dạng quạt, trong mỗi túi chứa 4 bào tử bất động đơn bội. Bào tử bất động phát triển thành thể giao tử. Sinh sản hữu tính là noãn giao. Trên thể giao tử đực hình thành túi tinh, túi tinh chứa nhiều tinh trùng, tinh trùng có một roi đính ở bên. Trên thể giao tử cái hình thành túi noãn. Tinh trùng và noãn cầu thụ tinh ngoài. Túi tinh và túi noãn cũng đứng xen với các lông và tập trung thành các vòng đồng tâm ở tản dạng quạt.



Hình 116: **Sinh sản của *Sphacelaria* phụ thuộc vào nhiệt độ**

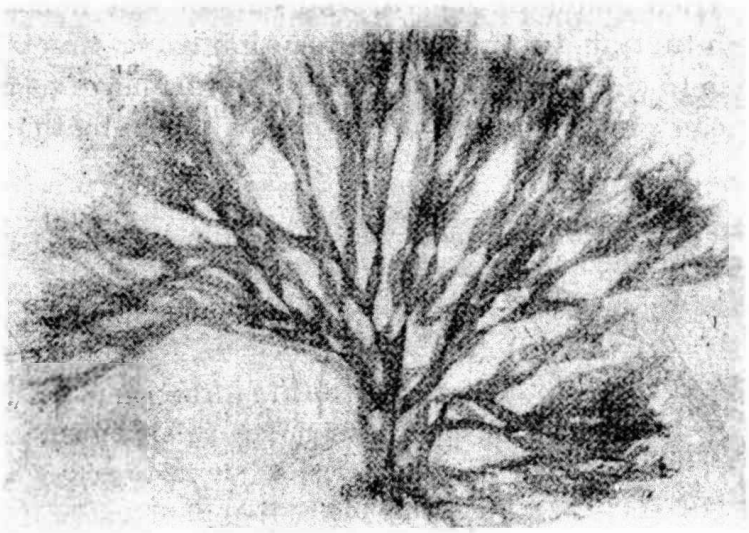
(Theo Van Den Hock và Flintermann - 1968)

Chi Dictyota Lamouroux dạng bản phân nhánh đôi nhiều tạo bụi (H.117). Thể giao tử đơn tính. Trên tản đực có nhiều hùng khí chia nhiều ô, sắp xếp trên cả hai mặt tản. Các hùng khí này phát triển từ các tế bào vỏ. Tế bào vỏ đầu tiên phân chia tạo một tế bào chân và một tế bào sinh tinh trùng sơ cấp, sau đó phân chia tiếp tạo túi tinh (H.118a) bao gồm có lẽ trên 100 ngăn. Tinh trùng một roi đơn độc hình thành trong mỗi ô. Các tế bào bất thụ bao quanh mỗi cụm hùng khí có thể hình thành vỏ bảo vệ bất thụ, gọi là bao hùng khí. Noãn khí cũng đã bắt đầu tương tự bởi sự phân chia của tế bào vỏ, với tế bào thấp hơn trở thành tế bào chân và tế bào bề mặt phình to thành noãn khí (H.118b), nội chất biến thành trứng lớn, trứng được giải phóng khi vách noãn khí được hòa tan. Thường một ổ noãn khí chứa khoảng 25-50 noãn khí.

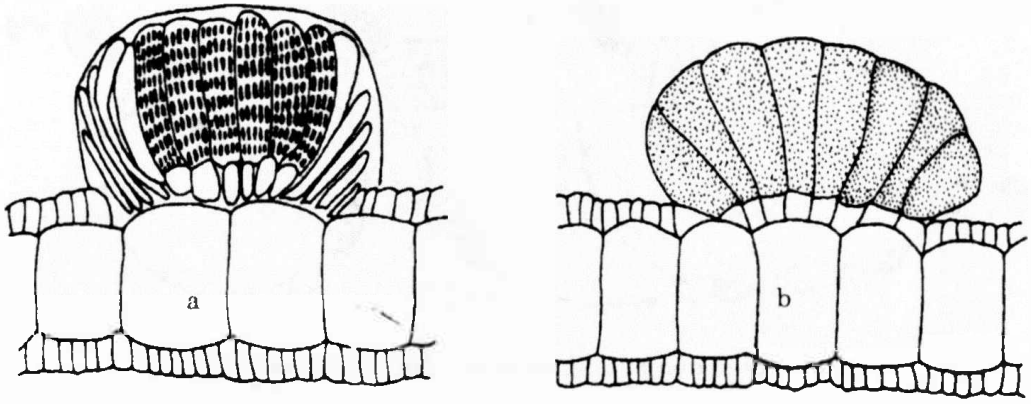
Thể bào tử có hình thái tương tự sản sinh các bào tử nang một ô đơn độc hoặc thành các nhóm nhỏ. Có bốn bào tử lớn không vận động trong mỗi bào tử nang được tạo thành do giảm phân (Yabu, 1958) và nảy mầm thành bốn thể giao tử, hai trong chúng là tản cái, hai còn lại là tản đực. Sự sản sinh giao tử nang thường liên quan với chu

trình thủy triều trong các tháng mùa hè, giao tử thường được giải phóng trong vòng một tuần sau vài ngày của triều cường mùa xuân.

Biển Việt Nam có *D. beccariana* Zanardini, sống ở vùng biển Nha Trang, bám trên đá hoặc rong mơ, thành bụi cao 10-15cm, tìm thấy từ tháng 2 tới tháng 8.

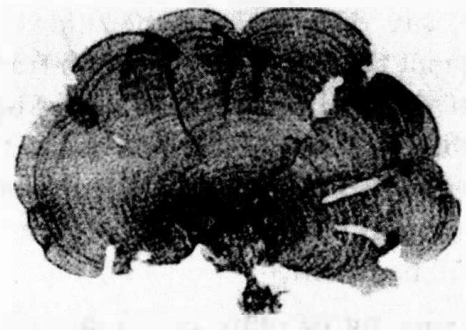


Hình 117: **Tản *Dictyota dichotoma***

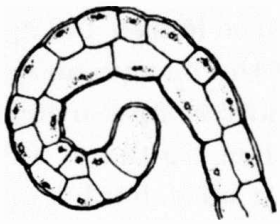


Hình 118: ***Dictyota dichotoma***

(a) Cụm hùng khí, (b) Cụm noãn khí



Hình 119: **Tản Padina**



Hình 120: **Lát cắt dọc tản mép tản cong vào bảo vệ tế bào sinh trưởng đỉnh** *(theo Oltmanns - 1922)*

Chi Padina Adanson, phân bố ở biển nhiệt đới và á nhiệt đới của thế giới. Đặc điểm đặc trưng của chi này là sự lắng đọng cacbonat canxi trên bề mặt bản hình quạt (H.119). Tùy loài sự lắng đọng có thể ở cả hai mặt hay chỉ ở một mặt tản, lắng đọng nhiều hoặc ít hay không có. Đặc điểm đáng chú ý thứ hai là mép cuộn vòng bảo vệ các tế bào đỉnh (H.120).

Biển Việt Nam từ Quảng Bình trở ra gặp *P. crassa* Yamada, tản gồm các phiến hình quạt làm thành bụi cao 4-6cm, bám trên đá hay san hô chết ở vùng triều hay dưới triều, nơi ít sóng. Tìm thấy từ tháng 8 đến tháng 12.

BỘ 6. SCYTOSIPHONALES

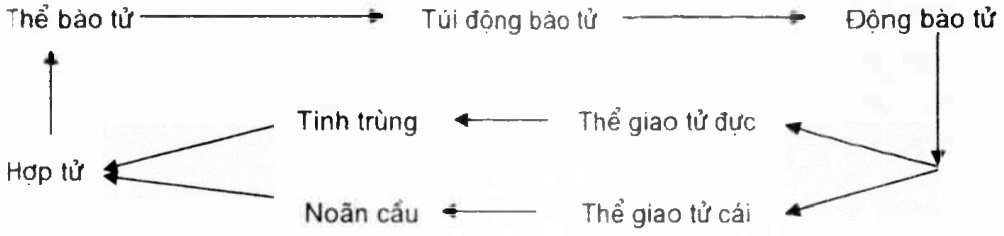
Sự khác biệt của bộ này là sự hiện có thể màu đơn độc với hạch tạo bột dễ thấy trong mỗi tế bào sinh dưỡng và chỉ có các cơ quan sinh sản nhiều ô trên tản lớn. Một số loài trong chu trình sống có xen pha tản lớn và tản nhỏ có vỏ cứng. Tatewaki đã mô tả *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Link có xen kẽ giữa pha giao tử thể lớn với bào tử thể nhỏ có vỏ cứng mang bào tử nang một ô.

Vùng biển Việt Nam có gặp 11 loài thuộc 6 chi hai họ. Phổ biến là các loài sau: *Colpomenia bullosa* (Saunders) Yamada. Bám trên đá ở vùng triều thấp hay dưới triều ở biển Quảng Ngãi, Khánh Hòa, Ninh Thuận; *Petalonia fascia* (Muell.) Kuntze, phát triển từ tháng 2 đến tháng 6, bám trên đá nhờ cơ quan bám hình đĩa ở vùng triều thấp và dưới triều; *Rosenvingea fastigiata* (Zanardini) W. R. Taylor., phát triển từ tháng 2 đến tháng 6, bám trên đá ở vùng dưới triều ở Quảng Ninh.

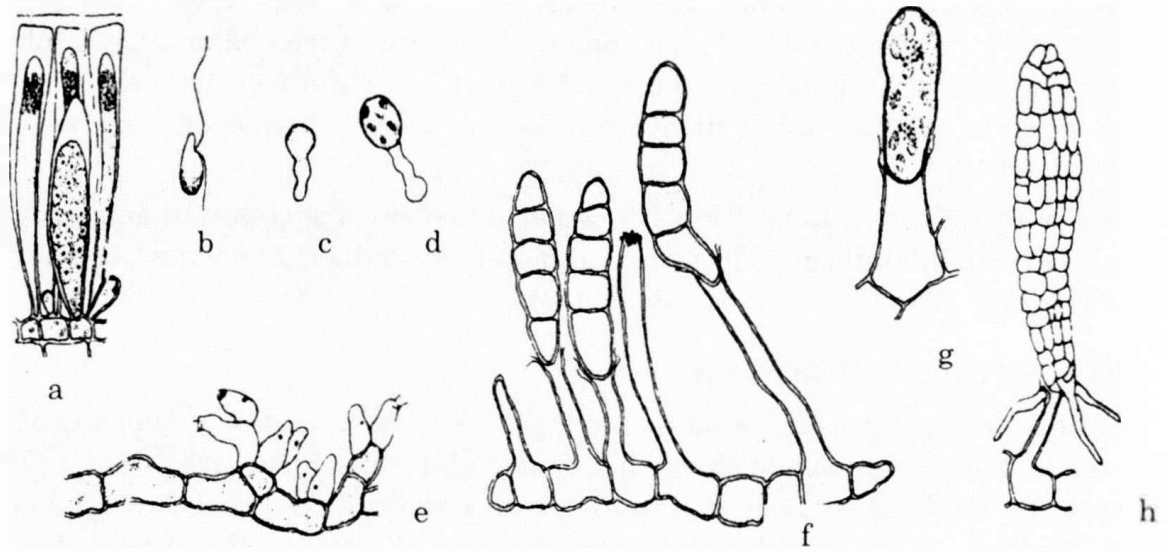
BỘ 7. LAMINARIALES

Tảo có giao thế thế hệ dị hình. Bào tử thể lớn, phân thành "thân, rễ và lá" giả. Rễ có dạng sợi phân nhánh hay dạng đĩa. Thân dạng trụ tròn hay dẹt. Lá thường có dạng bản lớn, thường mỗi tản chỉ có một "lá" nguyên hay chia thùy. Giữa thân và lá có mô phân sinh giúp cả thân và lá sinh trưởng.

Một số loài có khả năng sinh sản sinh dưỡng bằng chồi mọc từ rễ. Sinh sản vô tính bằng động bào tử đơn bội, hình thành trong các túi động bào tử. Các túi động bào tử hình thành từ các tế bào ngoại biên trên lá do phân chia giảm nhiễm của nhân, tạo nên từ 16-64 động bào tử. Động bào tử phát triển thành thể giao tử cái và thể giao tử đực. Thể giao tử cái chỉ gồm vài tế bào hình trứng hay hình nón, gọi là noãn khí trong chứa noãn cầu. Đầu noãn khí có lỗ để noãn cầu đi ra ở loài thụ tinh ngoài hay để giao tử đực đi vào đối với loài thụ tinh trong. Thể giao tử đực hình sợi phân nhánh không màu, ở đầu các sợi là các tế bào nhỏ, mỗi tế bào nhỏ sau thành túi tinh chứa 1-2 giao tử đực. Sau khi thụ tinh hợp tử phát triển thành thể bào tử (H.121, H.122).



Hình 121: Chu trình sống của *Laminaria*



Hình 122: **Các giai đoạn trong chu trình sống của *Eisenia arborea* Aresch.**

(a) Động bào tử nang một ngăn giữa các sợi vô sinh dài hơn; **(b)** Động bào tử giải phóng từ động bào tử nang một ngăn; **(c)** Giai đoạn mới nảy mầm; **(d)** Mầm thoát khỏi vách ban đầu của động bào tử định cư; **(e)** chùm hùng khí sinh ra trên thể giao tử đực; **(f)** Thể giao tử cái mang hai noãn khí non và ba noãn khí đã giải phóng noãn cầu và đang gắn trên nó các thể bào tử non; **(g)** Thể bào tử hai tế bào; **(h)** Thể bào tử non

(Từ Bold, 1978, theo Hollenberg)

Bộ này có bốn họ, phân biệt rõ rệt theo khóa định loại sau

1. Không có sự tách biệt cuống và bản "lá".....Chordaceae
1. Có sự tách biệt cuống và bản "lá".....2
   2. Nứt dọc kéo dài qua vùng chuyển tiếp, chia bản đầu tiên thành vài bản và tăng số lượng mô phân sinh xen giữa.....Lessoniaceae
   2. Nứt dọc không kéo dài vào vùng chuyển tiếp.....3
3. Các ô của bào tử nang một ngăn có ở mọi vị trí của bản.....Laminariaceae
3. Các ô của bào tử nang chỉ ở trên bản nhất định, bản bào tử.....Alariaceae

Bộ này phân bố ở biển lạnh, chi thường gặp là *Laminaria*, có loài cao tới trên 10 mét. Bộ này chưa tìm thấy có ở biển Việt Nam.

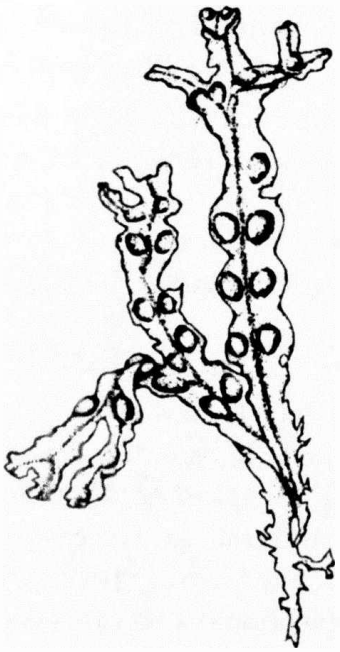
BỘ 8. FUCALES

Tảo thuộc bộ này không có giao thế thế hệ, vòng đời chỉ có một loại tản lưỡng bội. Khi sinh sản túi giao tử đực và túi giao tử cái mang trên cơ quan gọi là bào phòng (receptacle), bào phòng có thể nằm trong các u lồi của tản (*Fucus*) hay trong các nhánh phân nhánh gọi là thoi sinh sản (*Sargassum*). Rải rác trên bề mặt bào phòng là các lỗ nhỏ, một lỗ thông bào phòng với môi trường nước xung quanh. Loài lưỡng tính, tản mang cả bào phòng cái và bào phòng đực hoặc trong một bào phòng có cả túi tinh và túi noãn. Loài đơn tính bào phòng cái và bào phòng đực sinh ra trên hai tản khác nhau.

Theo Caplin (1968) trên tản lưỡng bội của Fucales được coi như thể bào tử sản sinh túi bào tử cái và túi bào tử đực. Bốn nhân đơn bội sản sinh do giảm phân trong những cái như vậy gọi là bào tử nang, sẽ tạo thành bốn đại bào tử và bốn tiểu bào tử. Phân chia nguyên nhiễm của 4 đại bào tử tạo nên 4 thể giao tử cái hai nhân, trong trường

hợp của *Fucus* tất cả có khả năng sinh sản và lớn lên thành tám noãn do phân chia nguyên sinh chất bên trong túi bảo tử cái ban đầu. Sự phân chia nguyên nhiễm tương tự trong túi bào tử đực tạo ra 4 thể giao tử đực 16 tế bào, và 16 tế bào này trở thành 16 tinh trùng, đưa tổng số tinh trùng trong túi bào tử đực lên 64. Theo Jensen (1974) thì thay vì kiểu sinh sản trên ở *Fucus* và hầu hết Fucales thì ở *Bifurcariopsis* (tìm thấy ở Nam Phi) là kiểu tứ phân bào tử phát triển trong cái gọi là noãn khí của. Kiểu đó là hai vách đồng tâm bao bọc mỗi thể giao tử cái có bốn nội bào tử hai nhân. Một trong hai nhân sẽ thoái hóa và một còn lại giữ chức phận như trứng, điều này là bằng chứng để Jensen cho kiểu này là nguyên thủy nhất của bộ.

Bộ phân bố rộng trên toàn cầu, nhưng tập trung ở Bắc bán cầu. Hai chi phân bố cả ở hai bán cầu, cả ở vùng biển nhiệt đới và ôn đới là *Sargassum* và *Cystoseria*, trong khi chi *Turbinaria* Lamour chỉ phân bố giới hạn ở vùng biển nhiệt đới và á nhiệt đới. *Durvillea* đặc biệt phát triển tốt ở New Zealand và Australia, chiều dài tản có thể đạt tới 10m.



Hình 123. ***Fucus vesiculosus***

HỌ 1. FUCACEAE

Tản của các loài có thể có dạng dẹt, các trục dạng băng như ở *Fucus* hoặc có thể có dạng các trục hình trụ mang các nhánh bên giống như các cái gạc, như ở *Ascophyllum*. Sự phân nhánh có thể là lưỡng phân, kiểu lông chim không đều hay tỏa tròn. Các bọng có ở một số loài (H.123). Một số trục biến hình trở thành các vùng sinh sản, các bào phòng có thể là ở đỉnh các nhánh chính hoặc đã phát triển từ các nhánh bên ngắn. Đặc điểm khác biệt đặc trưng của họ này là sự khởi đầu sinh trưởng bởi một tế bào đỉnh đơn độc bốn mặt ở giai đoạn trưởng thành.

Chi Fucus Linn. Trong chuyên khảo về chi này do Powell biên soạn cho thấy hình thái của chi biến đổi theo điều kiện môi trường và phạm vi địa lý. Có trên 100 taxon của chi đã được mô tả nhưng chỉ có 6 trong chúng là taxon bậc loài, còn nữa là dưới loài. Tản *Fucus* gắn vào cơ chất bởi cơ quan bám hình đĩa, từ nó vươn lên thường là các nhánh dạng bản đối xứng hai bên với một gân giữa rõ. Các đôi bóng khí hay bọng nước có thể có như ở *F. vesiculosus* L. (H.123). Các bào phòng vô tính rải rác, chúng là các hốc nông chứa các búi lông, là phổ biến trên bề mặt các bản, đặc biệt là trên các cánh hơn là ở trên gân.

HỌ 2. SARGASSACEAE

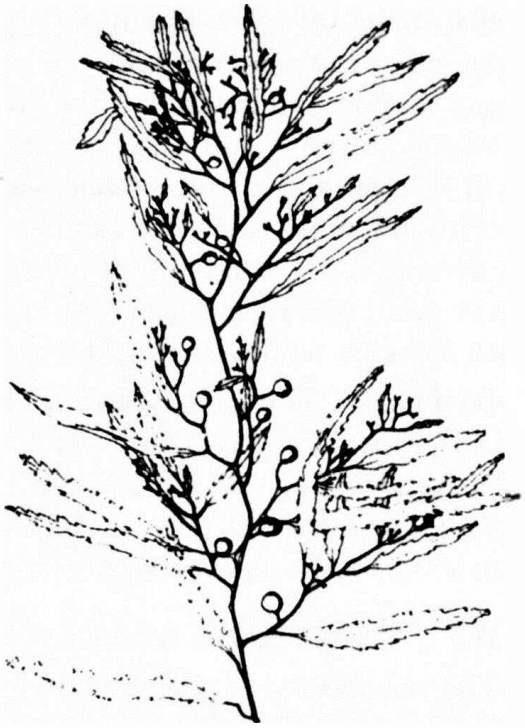
Họ này nhỏ về số lượng chi, chứa đựng chi lớn nhất của Tảo nâu là *Sargassum*. Khác biệt với họ Cystoseiraceae là vị trí của các nhánh là trong nách của các lá. Giống với Cystoseiraceae là mỗi trục kết thúc bởi một tế bào đỉnh đơn độc, nó có 3 mặt trên mặt cắt ngang và mỗi noãn khí chỉ sản sinh một noãn

Chi Sargassum C. Agardh., (H.124). Hình thái có một số là đặc biệt nhất của tảo, với các phần tách biệt như gốc bám, các trục chính hình trụ, các nhánh bên giống lá,

nách lá phát triển các bóng khí hình cầu, các bào phòng đã sửa đổi hay có dạng các hình trụ không rõ gọi là trục sinh sản. Trục chính sớm phân nhánh sơ cấp tỏa tròn. Các nhánh bên này là dẹt và giống các lá, với gân giữa và các mép răng cưa. Các nhánh mang các bào phòng giống các trục dinh dưỡng nhưng hẹp và ngắn hơn.

Chi này là chi lớn với hơn150 loài đã được mô tả, phân bố toàn cầu, phổ biến hơn ở biển nhiệt đới và á nhiệt đới trong vùng giữa tới dưới triều. Một số loài sống bám, nhưng một số được biết có ở vùng biển khơi trôi nổi thành các đám lớn như ở phía tây Atlantic của châu Phi ("biển Sargasso").

Vùng biển Việt Nam đã định loại được trên 50 loài, trong đó có nhiều loài sinh trưởng rất tốt, tạo nên các thảm dày tới hàng mét và rộng tới nhiều km^2. Chúng có thể dùng làm nguyên liệu điều chế anginat.



Hình 124: ***Sargassum filipendula*** **C. Ag.**

HỌ 3. CYSTOSEIRACEAE

Họ này theo Jensen (1974) có 17 chi, có nhiều đặc điểm gần với Sargassaceae, nhưng khác là các nhánh không vươn lên từ các nách lá, thêm đặc điểm là hiện có một tế bào đỉnh đơn độc ở đỉnh mỗi trục, tế bào đỉnh này có ba mặt trên lát cắt ngang. Noãn khí chứa một noãn, trừ chi *Bifurcariopsis* có 4 noãn trong noãn khí. Sự hình thành 2-4 rễ nguyên sinh từ hợp tử là khác với hình thành túm rễ từ hợp tử ở *Sargassum*, tuy nhiên đặc điểm từ sự phát triển của hợp tử này mới chỉ phát hiện ở một số loài.

3.2.10. Ngành Tảo mắt - Euglenophycophyta

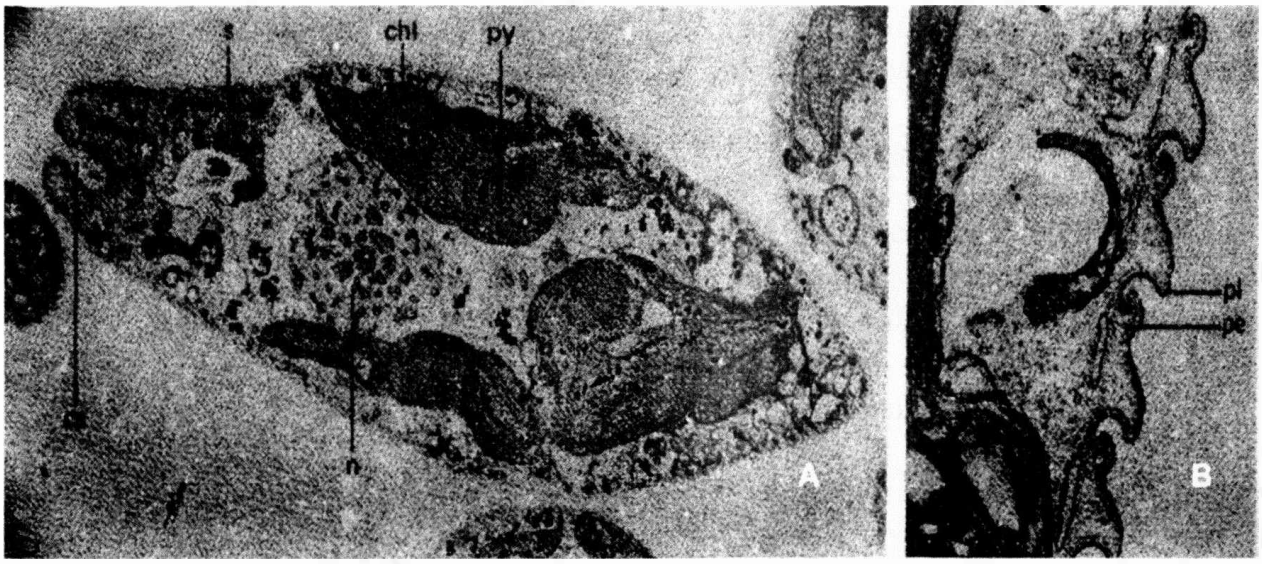
3.2.10.1. Đặc điểm sinh học

Ngành này có liên quan với ngành có diệp lục a, b là Tảo lục. Ngành này khác với Tảo lục về cấu trúc tế bào và quá trình sinh hóa. Chúng dự trữ sản phẩm quang hợp không phải là tinh bột mà là paramylon, một β-1–3 polyme của glucose có trong tế bào chất chứ không phải trong thể màu như liên kết α-1–4 polyme của glucose, tinh bột của Tảo lục.

Tảo mắt phân bố rộng trong nước ngọt, nước lợ, nước mặn, trên đất ẩm và bùn. Chúng thường gây nên hiện tượng nước nở hoa, đặc biệt là ở nước giàu dinh dưỡng, điều này liên quan tới các loài dị dưỡng. Hiện có khoảng 1000 loài đã được mô tả.

Tế bào *Euglena* bao bọc bởi lớp sinh chất ở ngoài và ngay trong nó là lớp có protein, pellicle (lớp mỏng, vảy; còn gọi là periplast) (H.125); lớp periplast có cấu trúc xoắn ốc và gồm những mảnh vẩy gối lên nhau. Các tế bào *Euglena* như vậy là trần, trừ các chi như *Trachelomonas* có vỏ giáp. Periplast có thể là mềm dẻo hay cứng tùy loài, và các góc của các vẩy cài và lồng vào nhau là rõ ràng như xoắn ốc hoặc xếp dọc trên bề mặt tế bào.

Periplast gồm tới 80% là protêin và còn lại là lipid và hydratcacbon. Một số *Euglena* có khả năng thay đổi hình dạng. Cơ chế thay đổi này của chúng hiện nay chưa được rõ. Ngay dưới periplast và song song với mỗi vẩy của chúng là những dòng sản sinh chất nhầy của cơ thể, liên hệ với bên ngoài tế bào bởi các khe mà qua chúng tiết chất nhầy.



Hình 125: ***Euglena granulata*** **(Klebs.) Schmitz.** *(theo Bold -1978)*

(A) Lớp cắt dưới kính hiển vi điện tử; **(B)** Lát cắt bề mặt tế bào.
ca: Họng; *chl:* Thể màu; *n:* Nhân; *pe:* Periplast; *pl:* Màng sinh chất; *py:* Hạch tạo bột; *s:* Điểm mắt.

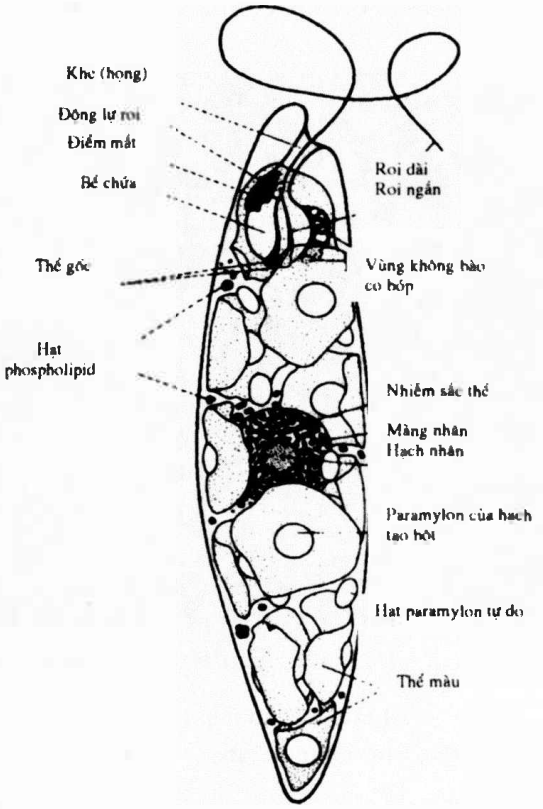
Trừ giai đoạn bào xác hay palmella, bộ này tế bào có 2 hoặc vài roi. Khi có 2 roi thì một roi có thể không ra khỏi họng (H.126), nó gồm một khe (họng) và một bể chứa. Roi của *Euglena* có phần thô hơn nếu so với roi của tảo lục, nó gồm 9 đôi sợi ở ngoại biên và hai đôi ở trung tâm. Roi mọc ra từ thể gốc nằm ngay dưới vách bể chứa. Roi mang một hay nhiều hàng lông. Phần roi từ gốc qua bể chứa tới khe có thể dày lên bởi một động lực roi.

Đầu trước những tế bào có diệp lục có một điểm mắt nằm trong tế bào chất không màu, khác với các tảo có điểm mắt khác là điểm mắt của chúng thường nằm trong thể màu, điểm mắt nằm ở vị trí tương đương động lực roi. Điểm mắt có thường xuyên ở một số loài, ở *E. granulata* điểm mắt có kích thước khoảng 7x8µ và gồm 50 – 60 hạt đỏ da cam đứng riêng rẽ hay nhóm thành nhóm với màng riêng. Quang phổ hấp thụ vào khoảng 360 – 520µm với một đỉnh ở 660 – 675. Sắc tố của điểm mắt là astaxanthin và/hoặc là echinenon với các sắc tố carotinoid khác. Vai trò của điểm mắt có thể ngoài vai trò cảm quang còn có thể làm nhiệm vụ hút năng lượng ánh sáng rồi cung cấp cho động lực của roi.

Thể màu có hình dạng rất khác nhau tùy loài, chúng có thể nhỏ, hình đĩa đơn giản; hình bản rộng với mép nguyên hay xẻ thùy; hoặc hình dải băng và sắp xếp hình sao. Các hạch tạo bột có kiểu khác nhau trong thể màu và là trung tâm cho sự hình thành paramilon ở một số loài, nhưng paramilon cũng phát triển ngoài sự liên quan với hạch tạo bột hoặc lạp thể. Paramilon như đã nói ở trên là một β-1–3 polyme của glucose có trong tế bào chất không màu, bên ngoài thể màu. Thể màu chứa diệp lục a và b, β–caroten và vài xanthophyl.

Không bào co bóp nằm ở đầu trước tế bào và đổ định kỳ vào bể chứa. Các không bào phụ trợ nhỏ hơn liên kết hình thành không bào co bóp mới sau khi chúng đã đổ vào bể chứa.

Nhân thường xuyên có trong tế bào (H.125a), và thường dễ dàng nhận thấy ở cơ thể sống ở trung tâm hay đầu sau tế bào. Sinh sản sinh dưỡng là sự phân chia tế bào xảy ra phân cắt đôi dọc tế bào chất. Sự phân chia có thể xảy ra ngay ở giai đoạn đang bơi hoặc trong điều kiện palmella. Khi điều kiện sống bất lợi có thể hình thành bào xác. Một số loài dường như luôn ở trạng thái palmella.



Hình 126: ***Euglena gracilis*** **Klebs.**
(Theo Bold - 1978)

Sự dinh dưỡng ở trường hợp các loài có diệp lục a và b cũng không tuyệt đối quang tự dưỡng mà phần nào là quang dinh dưỡng thụ động vì chúng đòi hỏi một hay nhiều vitamin. Mặc dù chúng có khả năng sử dụng hợp chất hữu cơ như nguồn nitơ, nhưng không có bằng chứng về sự đòi hỏi các chất đó. Không có hiện tượng thực bào ở *Euglena* có diệp lục, nhưng có ở một số không màu. Một số loài có diệp lục có khả năng dị dưỡng không bắt buộc, chúng có khả năng sinh trưởng trong tối nếu cung cấp các bon hữu cơ và sự sinh trưởng của chúng ở sáng sẽ được tăng cường nếu được cung cấp các bon hữu cơ.

3.2.10.2. Phân loại

BỘ 1. EUTREPTIALES

Bộ này khác với các bộ khác bởi hai roi dài và bằng nhau. Các loài của bộ chủ yếu phân bố ở nước lợ và nước mặn.

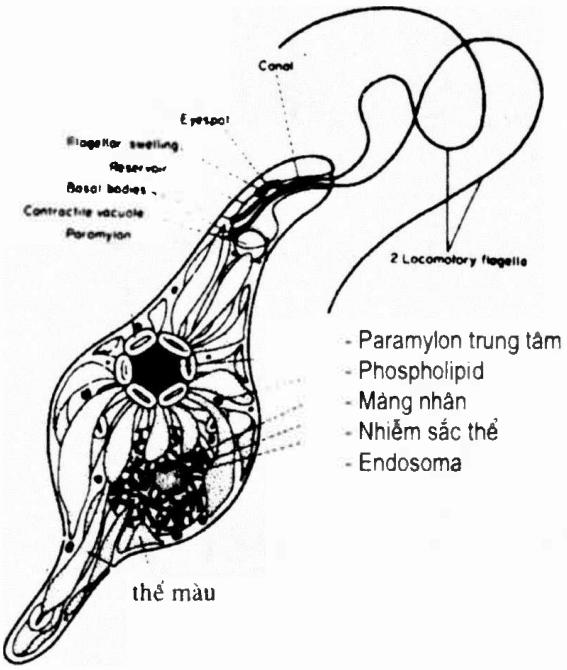
Chi Eutreptia Perty (H.127). Cơ thể giống *Euglena* với hai roi dài và bằng nhau. Tế bào mềm mại và vận động giống như vận động của *Euglena*. Tùy loài thể màu có thể là hình đĩa, hình dải, trong trường hợp hình dải tỏa ra từ paramilon trung tâm.

BỘ 2. EUGLENALES

Cơ thể có hai roi, nhưng chỉ một roi đủ dài vươn qua bể chứa và họng ra ngoài (H.126). Bộ có một họ Euglenaceae

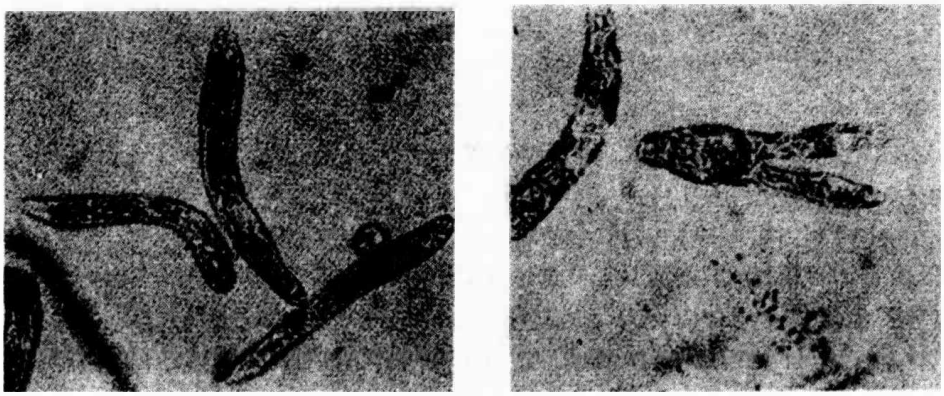
Chi Euglena Ehrenb. (H.125-126) là chi lớn, có tới vài trăm taxon đã được mô tả. Tuy nhiên một số có thể là một loài nhưng có các tên khác nhau, vì nếu chỉ dựa trên hình thái sẽ có nhiều nhầm lẫn. Pringsheim dựa trên độ cứng của màng periplast, cấu tạo thể màu và hạch tạo bột đã chia ra 6 phân chi. Chi này phân bố rộng ở nước ngọt, trên đất ẩm và bùn. Các vẩy màng hội tụ ở các đầu tế bào, kiểu xoắn ốc, sự cài lên nhau

của chúng làm xuất hiện các đường sọc xoắn trên bề mặt tế bào (H.125b). Một số loài (*E. spirogyra*) có sắp xếp xoắn, tạo trang trí giống mụn cóc trên bề mặt. Trong hầu hết các loài, miệng họng hơi lệch ở bên so với đỉnh tế bào. Thể màu hình đĩa, hình hạt đậu, hình khiên, hoặc hình dải và có hoặc không có hạch tạo bột. *E. oxyuris* Schmarda là loài có kích thước lớn nhất của chi, đạt tới 95-530µm, trong khi *E. minuta* Prescott chỉ đạt 12x15µm, là loài nhỏ nhất của chi. Khi chúng hóa bào xác, tế bào trở thành hình cầu và bao bọc bởi màng nhầy, bên trong chúng có thể vận động và xoay tròn.



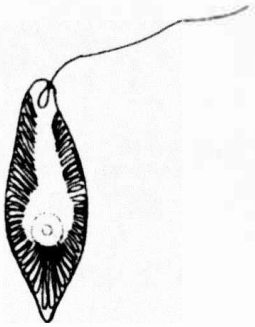
Hình 127: ***Eutreptia pertyi*** **Pringsheim**
(theo Leedale G. F - 1967)

Sự phân chia tế bào theo kiểu nguyên phân *Euglena*. Sự phân bào là chia dọc, bắt đầu từ đầu dưới (H.128).



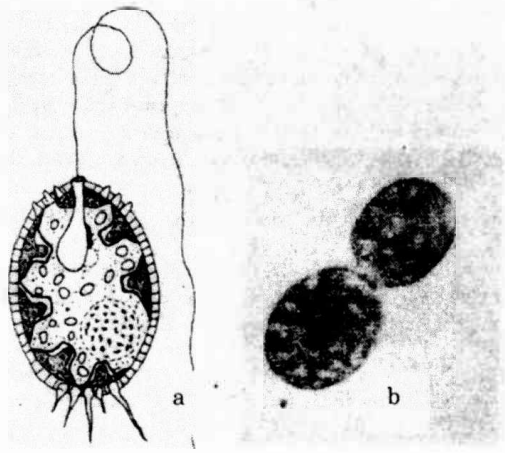
Hình 128: ***Euglena mesnili*** **Deflandra and Dusi.**
Các cơ thể sống với một cá thể đang phân chia (*theo Bold – 1978*)

Chi Astasia Dujardin (H. 129) có hình dạng giống *Euglena*, nhưng khác về một số đặc điểm như dinh dưỡng của chúng là dị dưỡng; thể màu, điểm mắt và động lực roi như ở *Euglena* là không có, tuy nhiên có các hạt paramilon. Có cả loài nước ngọt và nước mặn được mô tả. Việc làm mù *Euglena* bằng nhiệt độ cao và chất streptomycin đã chứng minh sự khác biệt giữa *Astasia* và *Euglena*. *Astasia longa* Pringsheim là một ví dụ rất giống *Euglena gracilis* mù, tuy nhiên một số khác biệt về hình thái và sinh hóa đã xác nhận như tuy mất màu nhưng điểm mắt và động lực roi vẫn duy trì ở *Euglena gracilis* mù, còn không có thể màu, điểm mắt và động lực roi thì dường như chắc chắn là *Astasia longa*.



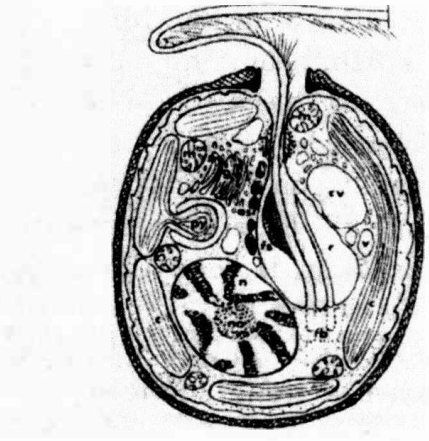
Hình 129: ***Astasia fritschii*** **Pringsheim and Hovasse.**
(Theo Pringsheim - 1956)

Chi Trachelomonas Ehrenb. (H. 130-131). Tế bào trần, vỏ bao bọc là chất không sống, được gọi là vỏ giáp. Vỏ giáp có một cổ ngắn hay có dạng cổ áo, qua đó roi đi ra. Vỏ giáp cấu tạo bởi chất pectin có thấm muối sắt hoặc măng gan nên có màu nâu hay vàng. Sinh sản sinh dưỡng phân đôi rồi một nửa hay cả hai nửa tế bào chất ra khỏi vỏ giáp mẹ tổng hợp nên vỏ giáp mới. Cơ chế của việc tổng hợp vỏ giáp chưa được rõ.



Hình 130: ***Trachelomonas***

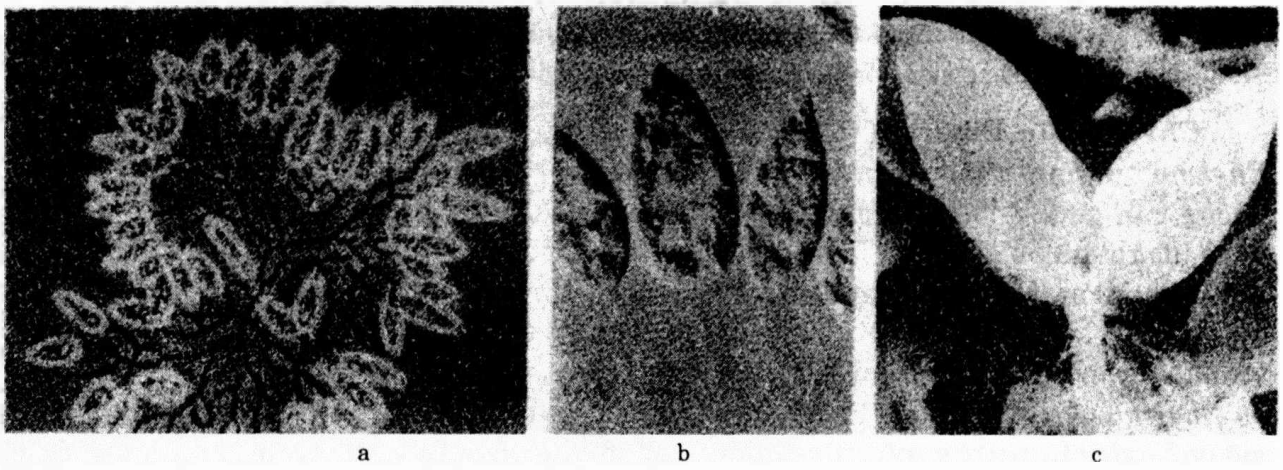
(a) Cấu tạo tế bào *T. armata* (Ehenb.) Stein.
(b) Sự phân chia roi tế bào ở *T. grandi.*
(Từ Bold, 1978, theo K. Pr. Singh.s)



Hình 131: **Cấu trúc tế bào *Trachelomonas***

c: Thể màu; *cv*: Không bào co bóp; *es*: Điểm mắt; fb: Gốc; *fs*: Động lực roi; *G*: Thể golgi; *m*: Thể mitochondri; *n*: Nhân; *no*: Hạch nhân; *py*: Hạch tạo bột; *r*: Bể chứa (từ Bold - 1978)

Chi Colacium Ehrenb. (H. 132-133). Tế bào thường không cuống và gắn vào cơ chất bởi đầu trước, chân nhày khía và vun thành chóp. *Colacium* sinh trưởng trên nhiều động vật thủy sinh khác nhau như động vật nguyên sinh *Vorticella*, các trùng bánh xe và các *Copepod.* Giai đoạn bơi tự do có một roi. Kết quả phân chia sinh dưỡng tạo nên tập đoàn phân nhánh (H. 132a). Mỗi tế bào có thể tách khỏi tập đoàn, vận động như *Euglena* nhờ roi nhô ra. Các tế bào không cuống cả hai roi không nhô ra khỏi họng và vận động trong bể chứa. Khi phân chia tế bào, một chân mới của một nửa tế bào được hình thành và đính lên chân cũ, cứ như thế tập đoàn được hình thành.



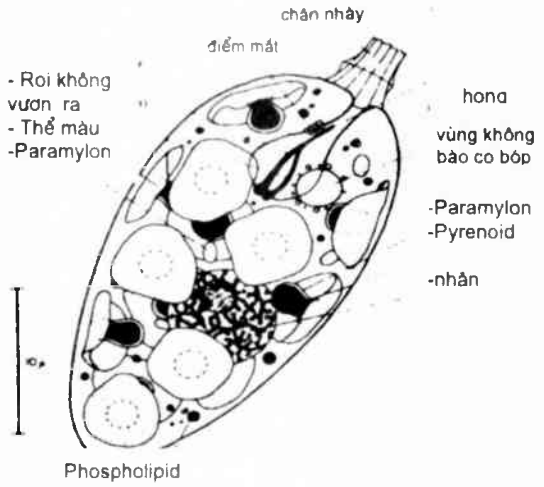
Hình 132: **Tập đoàn *Colacium mucronatum* Bourrelly et Chadefaud.**

(a) Tập đoàn; (b) Các tế bào với chân nhày; (c) Bề mặt tế bào và chân nhày (*theo Bold – 1978*)

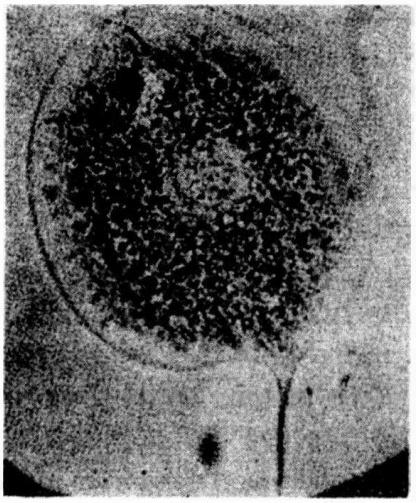
Ngoài các loài sống trên động vật thủy sinh còn tìm thấy *Colacium* trên bùn và trong nước ngọt, đính trên thực vật thủy sinh.

Chi Phacus Dujardin (H.134). Tế bào dẹt, có các vân dọc hay xoắn. Roi đính ở đầu trước và có cấu tạo giống roi *Euglena*. Đầu sau thường kéo dài thành một gai. Chi này phân bố chủ yếu ở nước ngọt, cũng có vài loài sống ở nước lợ. Thường có nhiều thể màu hình đĩa, không có hạch tạo bột.

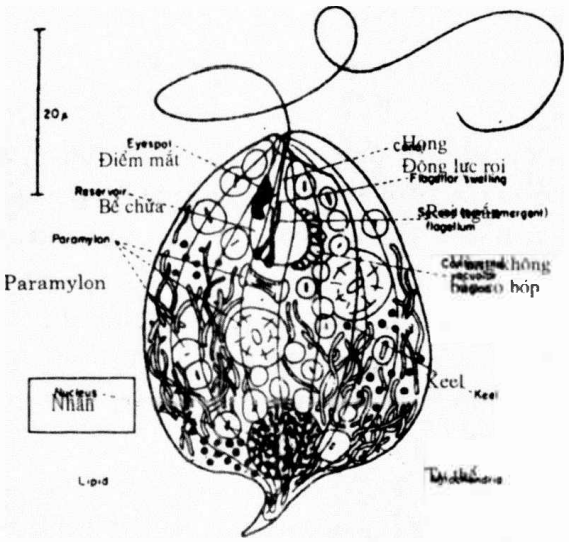
Chi Hyalophacus Pringsheim (H. 135). Cấu tạo tương tự *Phacus* nhưng không có màu. Được biết hai loài, một có điểm mắt và động lực roi, một thiếu các cơ quan đó.



Hình 133: **Tế bào *Colacium mucronatum***
(theo Leedale, G. F. - 1967)



Hình 134: ***Phacus pleuronectes*** **(O.F.M.) Duj**
Chú ý điểm mắt, họng và nhân trung tâm (Theo Bold - 1978)



Hình 135: **Hyalophacus Pringsheim**
(Theo Leedale G. F. -1967)

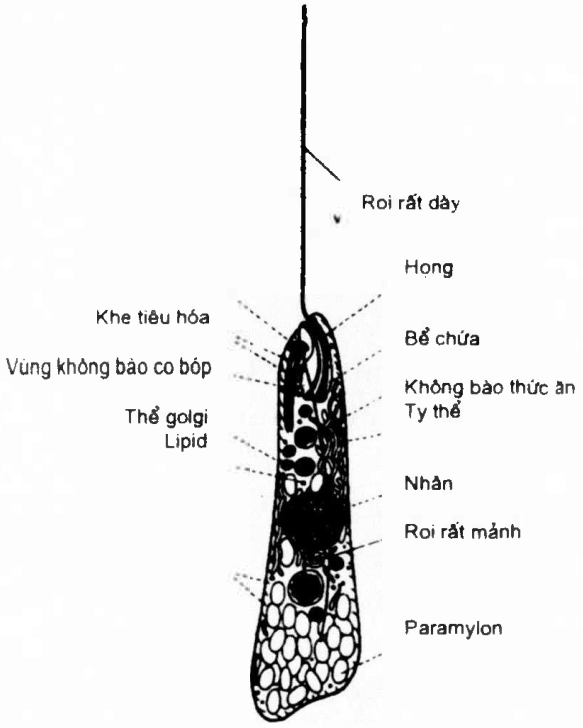
BỘ 3. HETERONEMATALES

Các loài của bộ không có màu và có dinh dưỡng kiểu thực bào. Cấu tạo cơ thể tương tự *Euglena*. Tế bào không màu nhưng có nhiều hạt paramylon. Cơ thể có hai roi giống *Eutreptia*, nhưng một cái rất mảnh, bẻ quặt về đầu sau và ép sát vào tế bào nên khó nhìn thấy, còn roi kia mập, hoạt động linh hoạt ở phần đầu để bắt mồi (vi khuẩn và tảo khác). Mồi được kéo vào các không bào chứa thức ăn bên trong tế bào. Chi thường gặp là *Peranema* (H. 136).

3.2.11. Ngành Tảo lục – Chlorophycophyta

3.2.11.1. Đặc điểm sinh học

Đây là ngành lớn nhất của tảo, hiện đã phát hiện được khoảng 20.000 loài. Hình thái cơ thể có tất cả các dạng (trừ dạng amíp), như mônát, hạt, tập đoàn, palmella, đa bào dạng sợi, dạng bản, dạng ống và dạng cây. Tảo lục phân bố rộng khắp từ nước ngọt nghèo dinh dưỡng đến nước lợ và nước biển. Một số bộ chỉ sống ở biển. Một số sống trên vật ẩm hay sống ngay dưới mặt đất. Việt Nam đã phát hiện được hơn 1000 loài (Dương Đức Tiến, Đặng Thị Sy, Nguyễn Văn Tiến, Nguyễn Văn Tuyên, 2001).



Hình 136: ***Peranema trichophorum*** **(Ehrenb.) Stein.**
(theo Leedale, G. F. - 1967)

Hầu hết tế bào có một nhân, nhưng nhiều nhân cũng có ở một vài bộ (như Caulerpales), một số chi của bộ Chlorococcales (như *Hydrodictyon*).

Có vách tế bào, trừ Polyblepharidaceae và một số tế bào sinh sản vận động của nhóm khác, nguyên sinh chất bao quanh bởi màng sinh chất. Nhiều trường hợp, tế bào ở tình trạng đang già trong nuôi cấy cạn kiệt nitơ thì vách tế bào của chúng dày lên nhiều. Nhiều cơ thể vách tế bào có hai lớp rõ rệt dưới kính hiển vi quang học: một lớp cứng hơn ở bên trong và lớp vỏ bên ngoài, chúng có thể xếp thành tầng. Các lớp này bao quanh tế bào chất, trước đây đã tưởng là bao gồm toàn các polysaccharid, nay đã khám phá ra chứa từ 10-69% protein và cũng có hydroxyprolin glycosid. Hanic và Craigie (1969) đã phân tích lớp biểu bì tách ra từ 11 loài Tảo lục biển và đã thấy chúng chứa tới 70% protein. Ngược lại, Lorch và Weber (1972) báo cáo chỉ có 0,32% trọng lượng vách tế bào ở *Pleurotaenium* là nitơ, 1,7% lipid và phần còn lại chứa glucose, galactose, xylose, arabinose và các axit glucuronic và galacturonic.

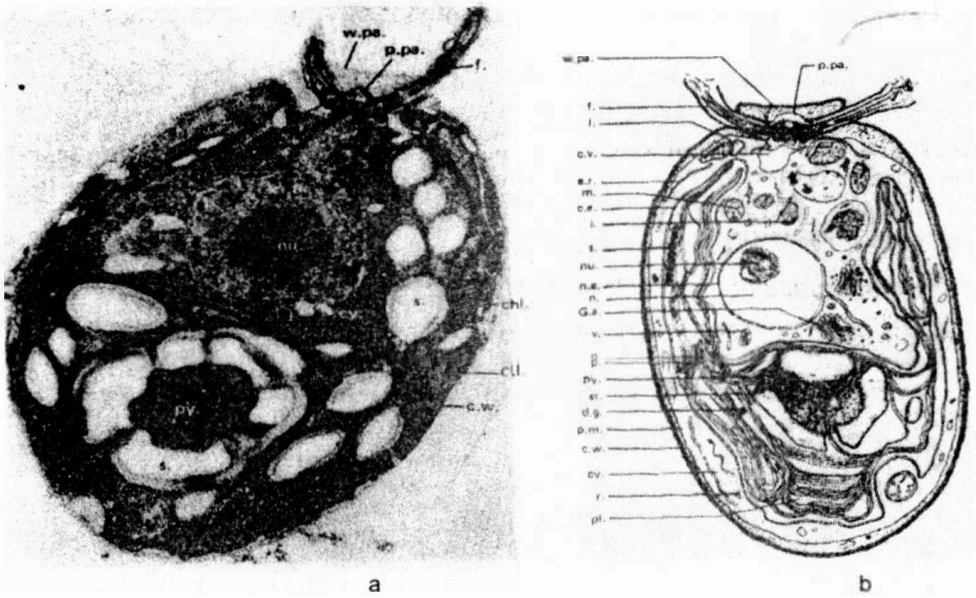
Nhiều phân tích hóa sinh vách tế bào Tảo lục đã chỉ ra một số có xenluloza, một số lại không có (như *Chlamydomonas, Acetabularia* và *Bryopsis*). Các polyme này xuất hiện như các sợi dính với nhau thành khối không phải là sợi, khối này (ở một số trường hợp) tạo ra hemi xenluloza.

Tảo có màu xanh lục thuần khiết do diệp lục a, b chiếm ưu thế (trừ một số sống ở nơi ẩm có màu vàng do chứa nhiều dầu và hematocrom). Ngoài diệp lục còn có μ, β và γ caroten và vài xanthophyll. Một số như *Chlorococcum* và *Spongiochloris* cùng với các caroten nguyên sinh có trong suốt hoạt động sinh trưởng của tế bào chúng có thể bị mất các diệp lục và phát triển các caroten thứ cấp như echinenon, canthaxanthin và astacen. Sự biến đổi tương tự về sắc tố có thể xảy ra ở hợp tử và bào xác của những loài nhất định và trở thành đỏ. Một số (như *Zygnema ericetorum*) ngoài sắc tố quang hợp còn chứa các sắc tố không bào đỏ thẫm, đó có thể là hỗn hợp sắt-tanin.

Sản phẩm đồng hóa là tinh bột, ít khi là dầu. Sắc tố tập trung trong cơ quan quang hợp thể màu. Thể màu ở Tảo lục có hình thái rất đa dạng và thường là đặc điểm quan trọng cho định loại. Trong thể màu có các vùng khác biệt gọi là hạch tạo bột (H.137), đây có thể là địa điểm cho sự hình thành tinh bột, một hoặc nhiều hạt tinh bột hình thành trong thể màu áp gần bề mặt hạch tạo bột. Nhiều loài (như *Scenedesmus*) mọi sự tăng trưởng của tinh bột trong thể màu đều liên đới với hạch tạo bột. Tuy nhiên vai trò của hạch tạo bột trong hình thành tinh bột là không rõ, vì nhiều loài hoàn toàn không có hạch tạo bột mà tinh bột vẫn được hình thành (như ở *Microspora*). Khi tế bào phân đôi thì hạch tạo bột cũng được phân đôi theo thể màu và chia về cho hai tế bào con. Trong trường hợp tế bào phân chia nhanh và thành nhiều tế bào con thì hạch tạo bột thường biến mất trước khi tế bào mẹ phân chia và lại xuất hiện lại ở tế bào con sau đó.

Ngoài hạch tạo bột trên thể màu của các Tảo lục dạng mônát và hầu hết các tế bào sinh sản vận động của các Tảo lục không phải dạng mônát có chứa bào quan sắc tố (đặc biệt là điểm mắt đỏ), chúng được xem là cơ quan cảm nhận ánh sáng. Tuy nhiên những thể đột biến của *Chlamydomonas* không có điểm mắt nhưng vẫn có khả năng theo sáng, tuy có đạt tới chậm hơn dạng hoang dại có điểm mắt.

Roi của các tế bào vận động ở Tảo lục thường là bằng nhau về độ dài và nhẵn. Một số cơ thể như ở *Chlamydomonas reinhardtii*, trên dọc roi có các lông mảnh (H.138), trong khi ở các chi khác như *Pyramimonas, Prasinocladus* và *Trichosarcina* bề mặt roi phủ các vẩy nhỏ.



Hình 137: **Siêu cấu trúc của *Chlamydomonas***

(a) Lát cắt dưới kính hiển vi điện tử của *C. reinhardtii* Dang.; *c.l.*: lamen thể màu; *c.w.*: màng tế bào; *chl.*: thể màu; *cy.*: hạt tế bào; *f.*: roi; *: nhân; *p.pa.*: nhú sinh chất; *s.*: tinh bột; *w.pa.*: vách sinh chất

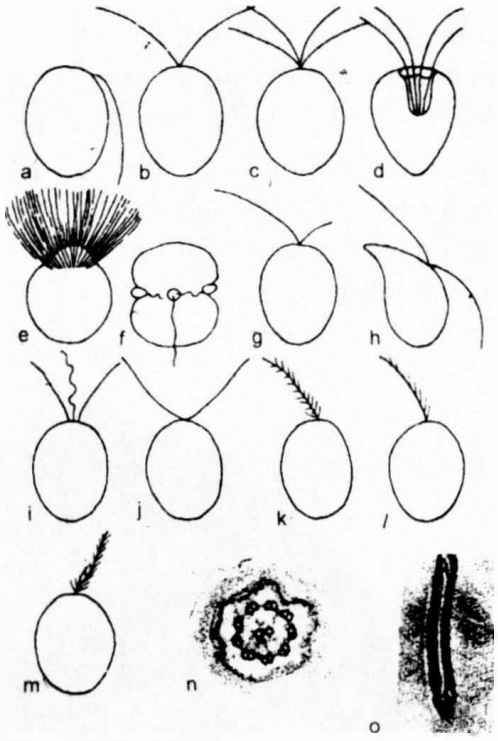
(b) Sơ đồ cấu trúc tế bào *C. eugametos* Moevus.; *c.e.*: bao chung thể màu; *c.v.*: không bào co bóp; *c.w.*: vách tế bào; *cy.*: hạt tế bào; *d.g.*: hạt đặc; *e.r.*: lưới nội chất; *f.*: roi; *G.a.*: thể golgi; *i.*: thể ẩn nhập; *l.*: thể lipid; *m.*: ty thể; *n.*: nhân; *n.e.*: bao nhân; *nu.*: hạch nhân; *p.*: lạp thể; *p.pa.*: nhú sinh chất; *pl.*: thể màu; *p.m.*: màng sinh chất; *py.*: hạch tạo bột; *r.*: ribosom; *s.*: điểm mắt; *st.*: tinh bột; *v.*: túi; *w.pa.*: màng sinh chất.

(Từ Bold, 1978: (a) theo D. L. Ringo - 1967; (b) theo P. L. Walne - 1966)

Tế bào Tảo lục còn chứa các nội bào quan khác giống các sinh vật có nhân khác như Golgi, ty lạp thể, lưới nội chất. Nhiều loài tế bào chất lấp đầy tế bào (*Chlamy-*

domonas, Chlorococcum), trong khi một số khác (*Spirogyra*) một không bào lớn chiếm phần lớn khoang tế bào. Những tế bào chuyển động chứa không bào co bóp trong tế bào chất không màu của chúng, loại không bào này không có ở loài sống ở biển, chúng làm nhiệm vụ điều hòa áp suất thẩm thấu.

Sinh sản ở Tảo lục rất đa dạng, có thể gặp phổ biến cả ba hình thức sinh sản là sinh sản sinh dưỡng, sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính. Sinh sản hữu tính có tất cả các kiểu đẳng giao, dị giao, toàn giao, tiếp hợp, noãn giao với túi noãn và túi tinh đơn bào hoặc đa bào. Chu trình sống cũng gặp các kiểu không có giao thế thế hệ, chỉ đơn bội (trừ hợp tử), gọi là kiểu "H, d" (Haplobiontic - chu trình sống chỉ có một kiểu cơ thể và diploid - kiểu khác là hợp tử lưỡng bội) hoặc chỉ lưỡng bội (trừ giao tử), gọi là kiểu "H, h" (H có nghĩa như trường hợp trên và haploid-kiểu khác là giao tử đơn bội) và kiểu giao thế thế hệ đồng hình (D^i, h+d) và giao thế thế hệ dị hình (D^h, h+d), cả hai kiểu này trong chu trình sống có hai kiểu cơ thể haploid và diploid.



Hình 138: **Số lượng và cách gắn của roi**

(b), (c), (g) không đúng đỉnh; (d) ở đáy một hốc
(a), (e) dưới đỉnh; (f) ở giữa; (a), (h) ở bên

(a) *Pedinomonas*. (b) *Chlamydomonas*.
(c) *Carteria*. (d) *Pyramimonas*.
(e) *Oedogonium*. (f) *Gymnodinium*.
(g) *Tribonema*. (h) *Ectocarpus*
(i) *hrysochromulina*, không phải haptonema giữa roi.

(j)–(o) tổ chức roi

(j) roi Acronematic: nhẵn với các đầu mảnh.
(k) Pleuronematic: roi với hai hàng lông.
(l) Stichonematic: roi với một hàng lông.
(m) Pantacronematic, Pleuronematic: với các đỉnh mỏng đi

***(n)–(o) Chlamydomonas reinhardtii* Dangeard.**

(n) lát cắt ngang roi có 9+2 sợi; (o) một phần roi Pleuronematic.

(Theo Bold - 1978)

3.2.11.2. Phân loại

Phân loại ngành Tảo lục có trường phái chỉ để một lớp Tảo lục và chia ra 15 bộ, có trường phái chia Tảo lục thành 6 lớp dựa trên hình thái cơ thể hay sinh sản như lớp Tảo lục dạng mônát, lớp Tảo lục dạng hạt, lớp Tảo lục đa bào, lớp Tảo lục tiếp hợp, lớp Tảo lục ống và lớp Tảo vòng. Việc chia ra 6 lớp cũng là một giải pháp tốt cho giảng dạy và học tập để dễ nhớ. Tuy nhiên chỉ ở bậc bộ sự khác biệt mới rõ ràng. Sau đây là khóa định loại cho các bộ.

1. Tế bào đơn độc hay tập đoàn, trường hợp đơn bào không bao gồm sự đối xứng hai nửa tế bào, cũng như không có sự tiếp hợp của các giao tử amíp.....2
1. Dạng sợi, dạng màng, dạng ống; hoặc nếu đơn bào thì các tế bào gồm hai nửa đối xứng và hoặc có sự tiếp hợp của các giao tử amíp.....6
2. Tế bào hoặc tập đoàn chuyển động.....Volvocales
2. Tế bào hoặc tập đoàn không chuyển động.....3

3. Chịu mất áp suất thẩm thấu hay phân chia tạo các tổ hợp tế bào hay các gói nhỏ.....Chlorosarcinales

3. Không mất áp suất thẩm thấu; phân chia tế bào hình thành các tế bào sinh sản có vách hay trần.....4

4. Tổ chức tế bào giống Chlamydomonas; tế bào thường nằm trong khối gelatin hay tập đoàn.....Tetrasporales

4. Các tế bào không giống Chlamydomonas.....5

5. Các tế bào có khả năng sản sinh động bào tử.....Chlorococcales

5. Các tế bào chỉ hình thành nội bào tử không chuyển động hay các tập đoàn riêng rẽ.....Chlorellales

6. Dạng sợi hoặc nếu đơn bào thì gồm hai nửa đối xứng và hoặc tiếp hợp của cá giao tử amíp.....7

6. Dạng màng, dạng ống, đối xứng phóng xạ, bao gồm các ống đan vào nhau hay dạng ống.....12

7. Không có động bào tử, sinh sản hữu tính bằng tiếp hợp của các giao tử amíp.....Zygnematales

7. Sản sinh động bào tử.....8

8. Đơn nhân.....9

8. Các tế bào lớn, nhiều nhân.....11

9. Động bào tử với một vòng nhiều roi.....Oedogoniales

9. Động bào tử với hai hay bốn roi.....10

10. Dạng sợi không phân nhánh.....Ulotricales

10. Dạng sợi phân nhánh.....Chaetophorales

11. Thể màu hình mạng, không liên tục; động bào tử nang và hoặc giao tử nang mở bởi nút hay lỗ đơn giản.....Cladophorales

11. Thể màu ở bên, đục lỗ và liên tục; động bào tử nang và hoặc giao tử nang mở bởi lỗ có nắp.....Acrosiphoniales

12. Tản nhiều hàng, dạng màng hoặc gồm các hốc, các tế bào ống.....Ulvales

12. Tản là cộng bào và dạng ống, dạng túi hoặc bao gồm các ống kề nhau hay đan vào nhau.....13

13. Tản đối xứng phóng xạ với các nhánh xoắn vòng.....Dasycladales

13. Tản không đối xứng phóng xạ.....14

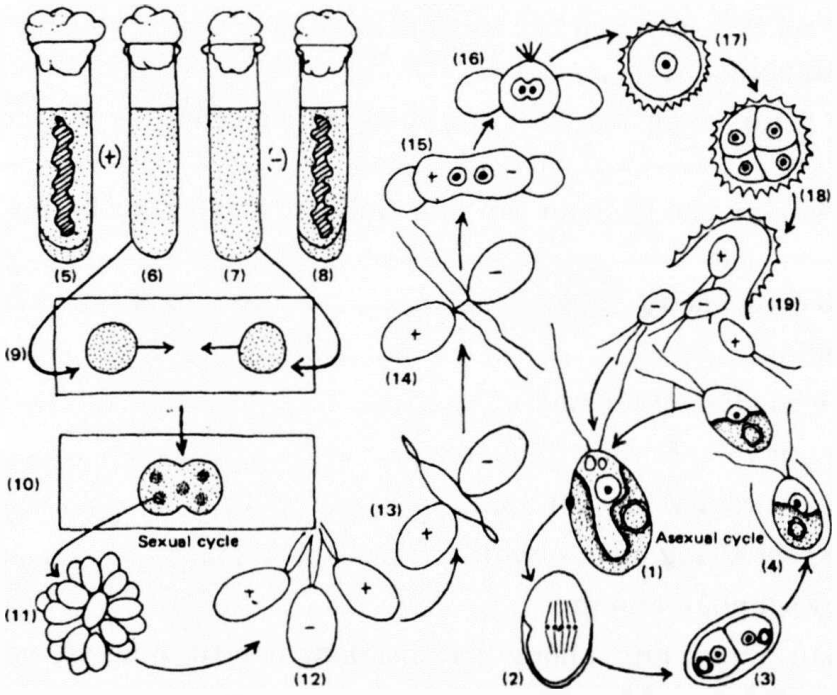
14. Phân chia tế bào kiểu phân tách riêng.....Siphoncladales

14. Phân chia tế bào không phải kiểu phân tách riêng.....Caulerpales

BỘ 1. VOLVOCALES

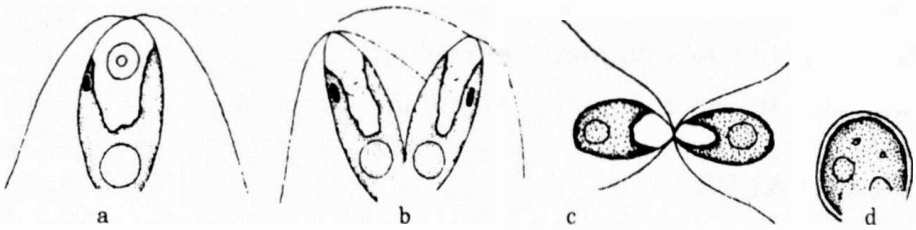
Tảo sống đơn độc hay tập đoàn. Trừ họ Polyblepharidaceae và một loài khác nữa còn đều có màng sinh chất. Dinh dưỡng tự dưỡng nhờ quang hợp. Thể màu có nhiều hình dạng tùy loài, trên chúng ít nhất là một hạch tạo bột. Tế bào có 1, 2, 4 hoặc 8 roi, chủ yếu là dạng hai roi, roi có cấu trúc điển hình gồm 9 đôi sợi ngoại biên và một đôi ở

trung tâm. điểm mắt nằm trên thể màu. Tế bào có một nhân. Không có không bào trung tâm nhưng có một hay nhiều không bào co bóp (trừ loài sống ở nước mặn). Sinh sản vô tính bằng phân chia nguyên nhiễm tế bào bố mẹ diễn ra khá nhanh tạo nên 2, 4, 8 hoặc nhiều tế bào con trong tế bào mẹ ở loài có màng tế bào (H.139), ở những loài không có màng thì sự phân chia tế bào diễn ra ngay khi tế bào đang chuyển động như *Dunaliella* (H.140), những loài có màng thì hầu hết chuyển sang bất động trong quá trình phân chia. Volvocaceae thì hình thành tập đoàn sinh trưởng bằng phân đôi của tất cả (*Pandorina*) hoặc một số (*Volvox*) tế bào của tập đoàn hình thành tập đoàn phôi thai rồi giải phóng ra khỏi tập đoàn mẹ, lớn lên do tăng kích thước tế bào chứ không phải phân chia thêm.



Hình 139: **Sơ đồ tóm tắt sinh sản vô tính và hữu tính ở *Chlamydomonas moewusii***

(1 - 4) *Chu trình vô tính*; (5 -19) *Chu trình hữu tính*; (5, 8) *Các thể + và – nuôi riêng rẽ ở giai đoạn palmella trên thạch*; (6, 7) *Thể lơ lửng + và – ở môi trường nghèo nitơ*; (9) *Hai giọt chứa hai loại giao tử + và –*; (10) *Kết hợp của các giọt chứa hai loại giao tử thành từng đám*; (11) *Một đám giao tử*; (12) *Một phần của đám giao tử kết dính nhờ roi*; (13) *Bắt đầu kết đôi nhờ lực ở đầu roi*; (14) *Bắt đầu sự hòa hợp, lực hút của các đầu roi không còn tác dụng*; (15) *Sự tiếp hợp nguyên sinh chất giao tử*; (16) *Sự kết hợp nhân giao tử*; (17) *Hợp tử trưởng thành*; (18,19) *Sự nảy mầm của hợp tử và giải phóng các sản phẩm giảm phân meiospores*. (Theo Bold 1978)



Hình 140: ***Dunaliella salina***

(a) Tế bào dinh dưỡng; (b) Phân chia; (c) Đẳng giao; (d) Hợp tử *(theo Lerche - 1937)*

Sinh sản hữu tính là đẳng giao, dị giao hay noãn giao tùy thuộc loài. Cả ba kiểu trên xảy ra trong những loài sinh sản hữu tính của *Chlamydomonas*, trong khi mỗi kiểu lại đặc trưng cho vài chi của Vollvocales. Có thể tất cả có chu trình sống kiểu H, h. Sau đây là khóa định loại các họ.

1. Đơn bào.....2
1. Tập đoàn.....4
2. Tế bào không có vách.....Polyblepharidaceae
2. Tế bào bao bọc bởi vách hay giáp.....3
3. Vách tế bào mỏng mảnh, thường xuyên, không có màu nâu và nguyên..... .....Chlamydomonadaceae
3. Vách hoặc giáp thường màu nâu, đôi khi chia hai phần rõ, thường không áp sát tế bào chất.... .....Phacotaceae
4. Các tế bào không nằm trong khối nhầy.....Spondylomoraceae
4. Các tế bào nằm trong khối nhầy.....5
5. Các tế bào trong một khối chung, tập đoàn sinh trưởng thực hành lộn trong suốt quá trình cá thể phát sinh.....Volvocaceae
5. Các tế bào trong nhiều khối riêng, tập đoàn sinh trưởng không thực hành lộn trong suốt quá trình cá thể phát sinh.....Astrephomenaceae

HỌ 1. POLYBLEPHARIDACEAE

Đây là họ có số lượng lớn chi và loài. Tế bào trần chứa một thể màu với điểm mắt, một nhân và có không bào co bóp nếu sống ở nước ngọt. Chúng phân chia khi đang vận động hoặc trong giai đoạn bào xác, tế bào trần phân chia dọc. Có một, hai, bốn hoặc tám roi đặc trưng của một số giống. Tất cả có khả năng tạo nang chất nhầy với vách nhẵn.

Chi Pendinomonas Korschikov (H.141). Đặc điểm đặc trưng là chỉ có một roi. Tế bào trần chứa một thể màu bên với một điểm mắt và một hạch tạo bột, một không bào co bóp nằm trong nguyên sinh chất không màu.

Chi Dunaliella Teodoresco (H.140), có loài có khả năng sống ở các hồ cực mặn, vượt quá cả nồng độ muối nước biển. Không có không bào co bóp. Điểm mắt có thể có hoặc không. Một số loài có thể phát triển sắc tố đỏ haematochrom. Trong nuôi trồng công nghiệp để lấy sinh khối người ta thường ưa nuôi các loài của chi này do khả năng vận động của chúng tới nguồn ánh sáng nên khâu thu hoạch được dễ dàng hơn.

Chi Polyblepharides Dangeard. (H.142), là chi hiếm hoi của tảo lục có tám roi đính ở đầu trước. Sinh sản sinh dưỡng bằng cách phân chia dọc. Sinh sản hữu tính chưa được rõ.

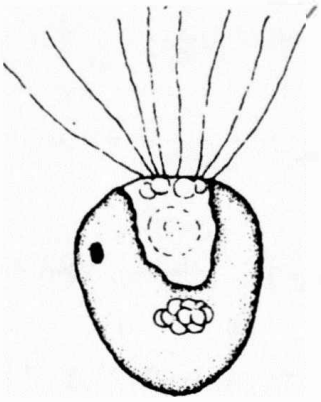
Chi Pyramimonas Schmarda. (H.143), sống cả ở nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Tiết diện ngang có hình bốn góc ít nhất là ở phần gần đỉnh. Tế bào có bốn roi.

HỌ 2. CHLAMYDOMONADACEAE

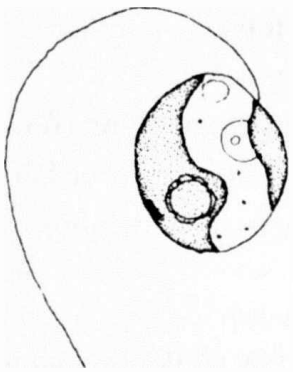
Cơ thể cũng là đơn bào nhưng khác với họ Polyblepharidaceae bởi tế bào có vách. Chúng khác biệt về di truyền bởi số lượng roi và hình dạng tế bào.

Chi Chlamydomonas Ehrenb., đây là một chi lớn, có tới vài trăm loài, phân bố cả ở đất, nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Cấu tạo tế bào xem ở hình 137. Sự sinh sản vô

tính bằng phân chia tế bào tạo ra 2, 4, 8 hoặc nhiều hơn tế bào con chứa trong tế bào mẹ rồi được giải phóng ra khi vách tế bào mẹ bị phá vỡ. Sinh sản hữu tính là đẳng giao, các giao tử có thể sinh ra từ một cá thể hay hai các thể khác dấu (H. 139).



Hình 141: ***Pedinomonas minor*** **Korsch.**
(Theo Ettl - 1972)

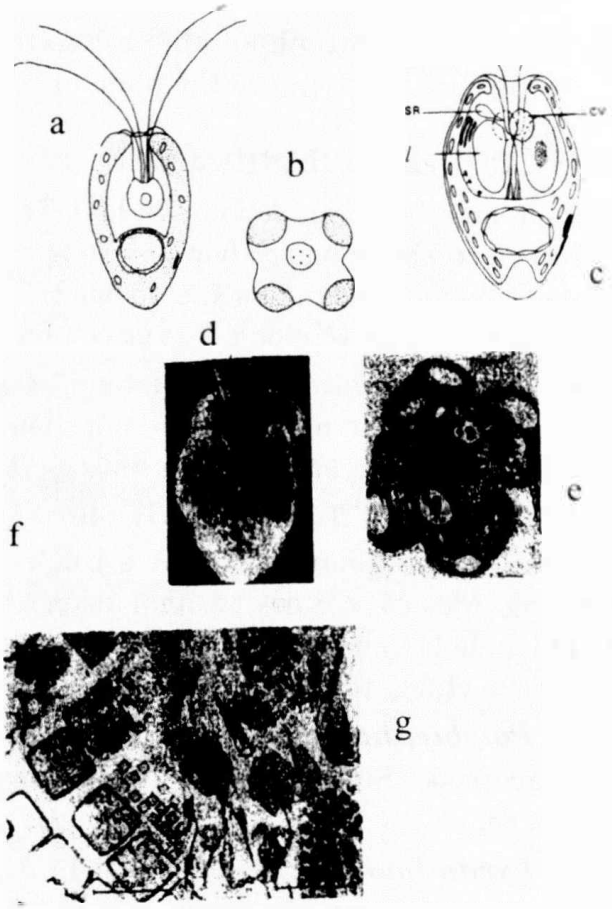


Hình 142: ***Polyblepharides fragariiformis*** **Tazen.**
(Theo Bold - 1978)

Chi Carteria Diesing, khác với *Chlamidomonas* là có 4 roi và có sự khác về cấu tạo của hạch tạo bột (H.144). Sinh sản vô tính bằng cách phân chia tế bào và giải phóng ra hai, bốn hoặc tám sản phẩm vận động.

Chi Chlorogonium (H.145), có hai roi nhưng tế bào thường kéo dài. Sinh sản vô tính do phân chia ngang tế bào mẹ. Sinh sản hữu tính có thể là đẳng giao hoặc noãn giao tùy loài (Pringsheim và Weisener, 1969). Giảm phân xảy ra ở hợp tử. Cũng theo Pringsheim và Weisener thì chi này sinh trưởng mạnh khi axetat được cung cấp là nguồn cacbon.

Chi Haematococcus C. A. Agardh, (H.146), chi này nhiều tác giả để thành họ Haematococcaceae vì chúng có đặc trưng là tế bào chất tiếp xúc với vách tế bào bởi các sợi tế bào chất xếp phóng xạ. Nhiều loài có khả năng sống dị dưỡng với nguồn nitơ hữu cơ. Trong điều kiện dị dưỡng chúng không chuyển động,

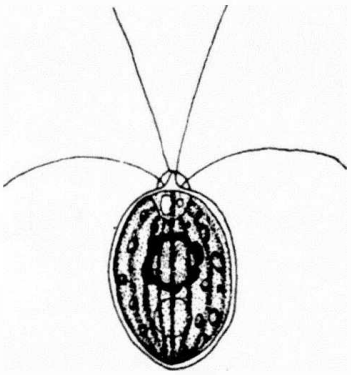


Hình 143: ***Pyramimonas tetrahynchus*** **Schmarda**

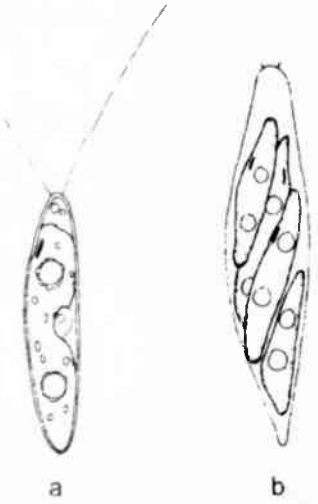
(a) Tế bào dinh dưỡng, đỉnh có hốc lõm, từ đó có 4 roi đi ra, **(b)** Nhìn từ đỉnh tế bào, **(c)** Sơ đồ cấu trúc cơ thể *(l: dịch dự trữ thức ăn; cv: không bào co bóp; SR: nhánh bể chứa)* **(d)** Hốc roi và vẩy cơ thể, **(e)** Lát cắt ngang cơ thể ở giai đoạn phân chia sớm, **(f)** Vẩy cơ thể, **(g)** Vẩy roi *(từ Bold - 1978)*

bào xác có màu đỏ gạch của sắc tố haematochrom hoặc astaxanthin. Sinh sản vô tính phân chia tế bào thành 2 hoặc 4 tế bào chuyển động, sinh sản hữu tính là đẳng giao.

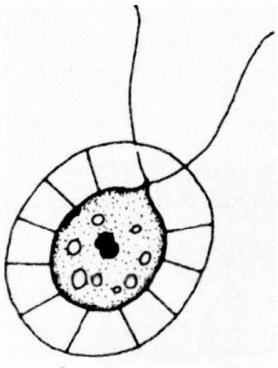
Chi Polytoma Ehrenb., (H.147), tế bào không có diệp lục và các sắc tố khác nên không có màu, nhưng tế bào có một lạp thể mang tinh bột (Lang,1963B). Dinh dưỡng của chúng là dị dưỡng cả trong tối và ngoài sáng. Sinh sản vô tính và hữu tính giống *Chlamydomonas*.



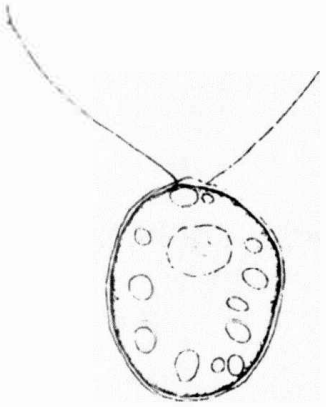
Hình 144: ***Carteria crucifera*** **Korschikov.**
Tế bào dinh dưỡng (từ Bold – 1978, theo Akins)



Hình 145: ***Chlorogonium elongatum*** **Dang.**
(a) Tế bào dinh dưỡng, (b) sinh sản vô tính (theo - Bold)



Hình 146: ***Haematococcus lacustris*** **(Girod.) Rostaf.**
(Theo Bolb - 1978)



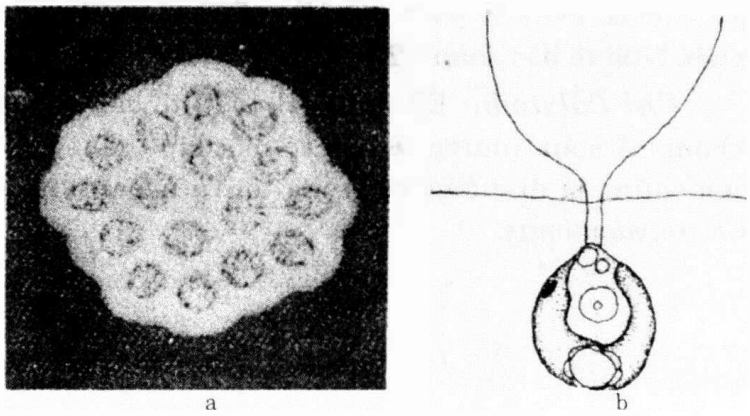
Hình 147: ***Polytoma uvella*** **Ehrenb.**
(Theo Bold - 1978)

HỌ 3. VOLVOCACEAE

Đặc điểm đặc trưng là tảo sống thành tập đoàn, cấu trúc tế bào giống *Chlamydomonas* và tất cả được bao phủ bởi bao nhầy chung. Hầu hết mỗi tế bào có hai roi. Sinh sản vô tính tạo tập đoàn sinh trưởng, số lượng tế bào đã tạo đủ ngay từ ban đầu, sự tăng kích thước tập đoàn là do tăng kích thước tế bào. Quá trình phát triển của tập đoàn sinh trưởng có sự lộn của tập đoàn rỗng, trừ *Gonium* và *Stephanosphaera*.

Chi Gonium Mueller (H.148). Chi chứa các thành viên đơn giản nhất của họ. Tập đoàn *G. sacculiferum* Scherfiel chỉ gồm bốn tế bào giống *Chlamydomonas, G. pectorale* Muell gồm 16 tế bào, các loài khác có 8 hoặc 32 tế bào.

Khi sinh sản hữu tính tập đoàn sản sinh các giao tử bơi tự do.

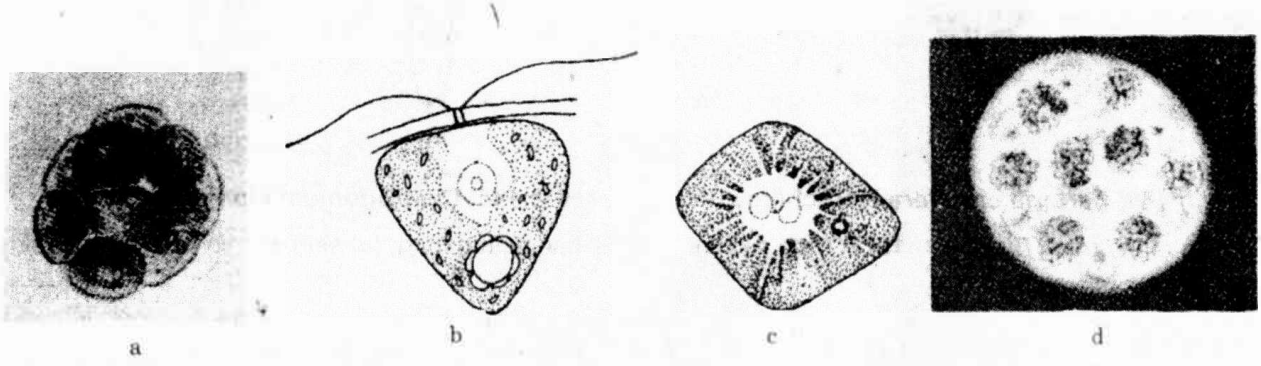


Hình 148: ***Gonium pectorale*** **Mueller.**

(a) Nhìn phía trước tập đoàn,

(b) Cấu trúc tế bào (theo R. C. Starr - 1955)

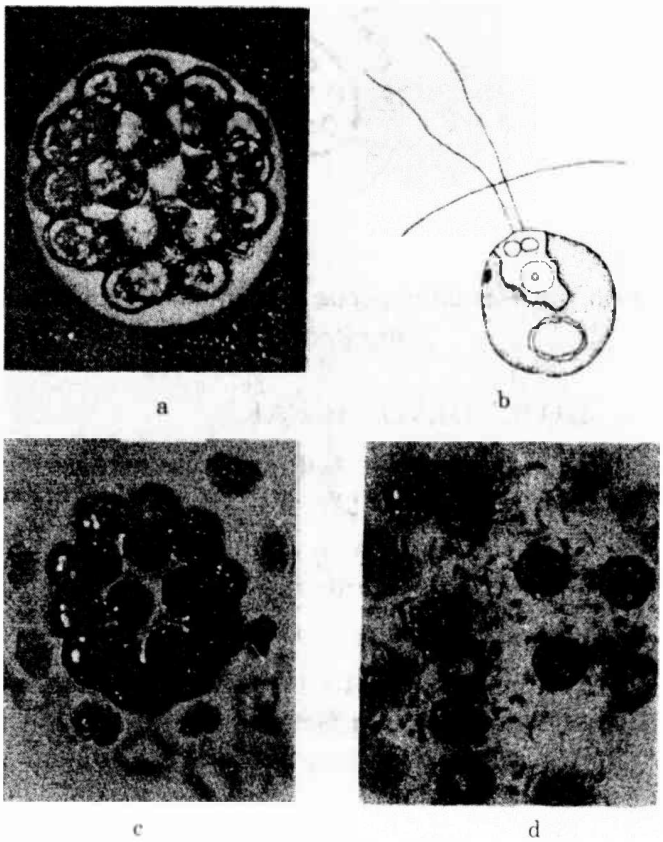
Chi Pandorina Bory, (H.149). Tập đoàn có 16-32 tế bào với đỉnh cắt cụt, sắp xếp thành tập đoàn hình ellip. Sinh sản vô tính bằng tập đoàn sinh trưởng. Sinh sản hữu tính đẳng giao.



Hình 149: ***Pandorina morum*** **Bory.** *(theo R. C. Starr - 1955)*

(a) Tập đoàn; (b) Trong vách tế bào; (c) Nhìn từ đỉnh trước tế bào; (d) Sự hình thành tập đoàn sinh trưởng

Chi Eudorina Ehrenb., (H.150). Tế bào sắp xếp trong những vòng xen nhau, tạo tập đoàn có từ 16 tới 32 tế bào. Sinh sản vô tính bằng tập đoàn sinh trưởng không vận động tới tận giai đoạn cuối. Sinh sản hữu tính là dị giao, cùng gốc hay khác gốc (cả hai giao tử hình thành trên một tập đoàn hay hai tập đoàn khác nhau).



Hình 150: ***Eudorina elegans*** **Ehrenb.**

(a) Tập đoàn với 32 tế bào sắp xếp trong các vòng 4, 8, 8, 8, 4,

(b) Tổ chức tế bào,

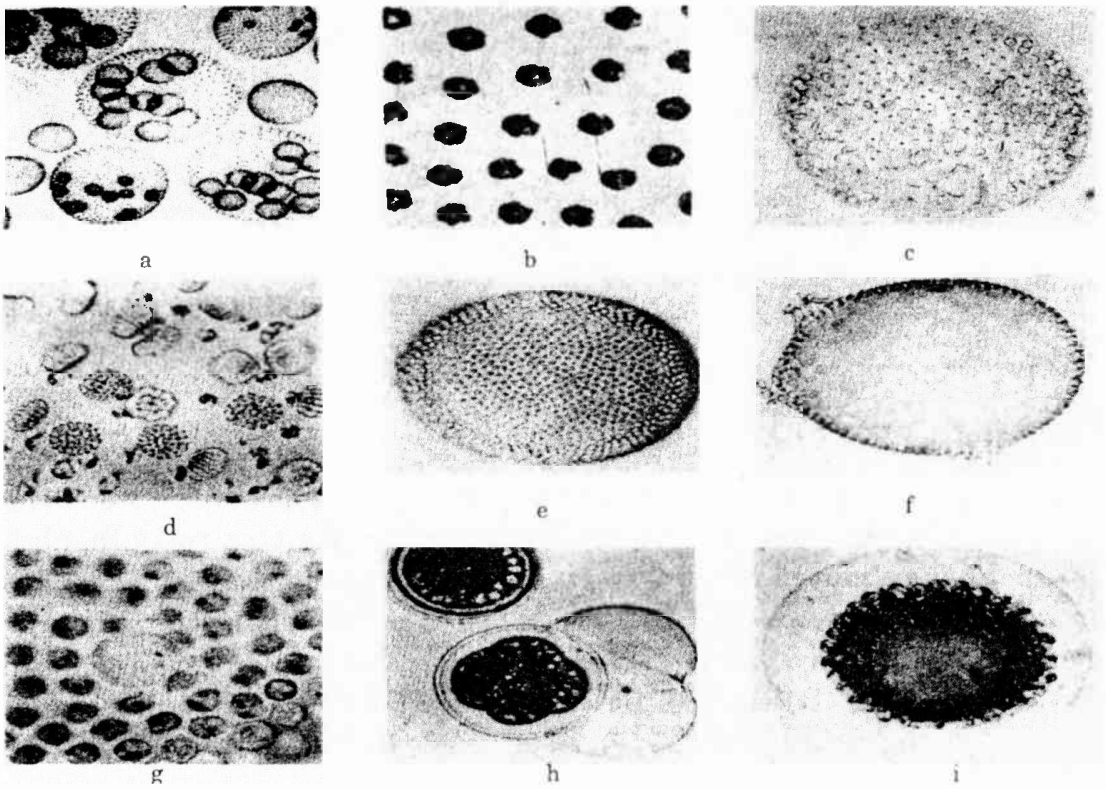
(c) Tập đoàn cái bao quanh bởi các bản tinh trùng,

(d) Giao tử cái bao quanh bởi các tinh trùng.

(Theo Goldstein - 1962)

Chi Volvox Linnaeus. Tập đoàn có kích thước lớn nhất của bộ, gồm từ 500 tới 50.000 tế bào. Tế bào dinh dưỡng có thể giống *Chlamydomonas* hoặc *Haematococcus* tùy loài. Các tế bào sinh sản vô tính (tập đoàn sinh trưởng ban đầu hoặc bào tử nội sinh) nằm ở vùng sau của tập đoàn, số lượng thay đổi tùy loài và cũng có thể thay đổi do điều kiện môi trường (H.151).

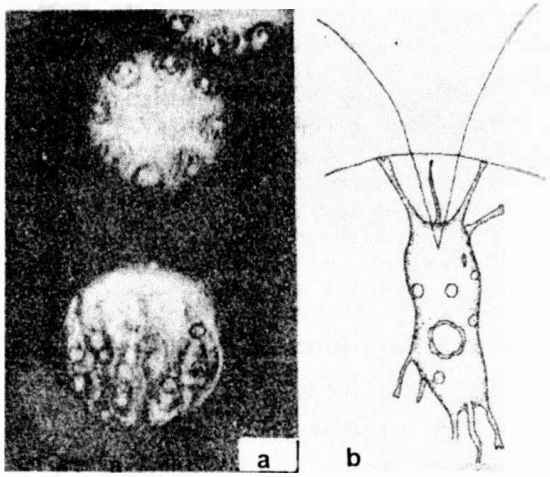
Sinh sản hữu tính luôn là noãn giao. Tập đoàn có thể chứa 8 tế bào trứng và các túi tinh trùng nếu là cùng gốc, còn khác gốc thì chỉ chứa tế bào trứng hoặc tinh trùng.



Hình 151: ***Volvox aureus* Ehrenb.**

(a) Tập đoàn ở kích thước khác nhau, 5 với tập đoàn sinh trưởng; (b) Bề mặt tập đoàn; (c) Tập đoàn đực với các túi tinh trùng; (d) Các túi tinh trùng; (e) Tập đoàn cái trẻ với nội bào tử không phân chia, có thể đảm nhận tế bào trứng; (f) Ba túi tinh trùng ở bề mặt tập đoàn cái; (g) Trứng với tinh trùng đã tiếp cận; (h), (i) Hợp tử và sự nảy mầm của nó tạo tập đoàn non *(theo W. A. Darden - 1966)*

Chi Stephanosphaera Cohn, (H.152). Tập đoàn hình cầu đến hình ellip và hầu hết chứa tám tế bào có hai roi, kéo dài và không có vách, sắp xếp trong một vòng. Mỗi tế bào có một điểm mắt, vài hạch tạo bột trong thể màu và vài không bào co bóp. Trong dinh dưỡng của chúng đòi hỏi B12 và B1. Sinh sản vô tính bằng tập đoàn sinh trưởng. Sinh sản hữu tính là đẳng giao, cùng gốc.



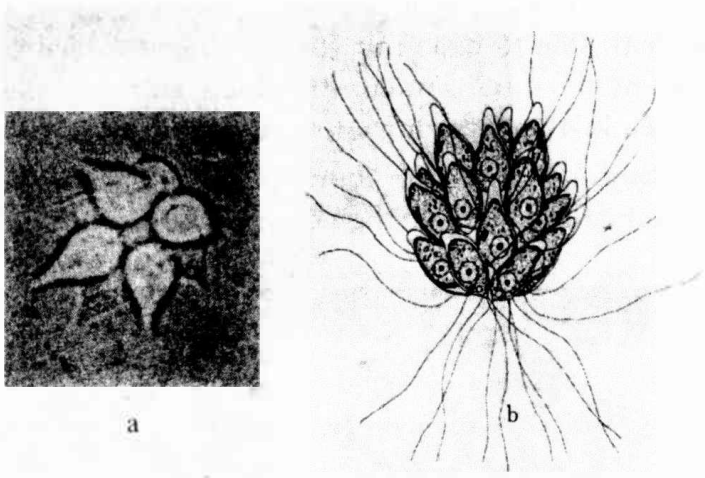
Hình 152: ***Stephanosphaera* Cohn**

(a) Tập đoàn nhìn từ bên và từ đỉnh; (b) Cấu tạo tế bào (theo R. C. Star - 1962)

HỌ 4. SPONDYLOMORACEAE

Họ này chủ yếu sống thành tập đoàn nhưng các tế bào không bao trong bao nhầy. Chúng sắp xếp trong các lớp xen nhau của 4 tế bào với trục dọc của chúng ít nhiều song song với trục tập đoàn. Đây là một họ nhỏ.

Chi Pyrobotrys Arnoldi, (H.153). Tảo sống trong các ao giàu vật chất hữu cơ. Các tế bào có hai roi, nhỏ đi ở đầu sau và thể màu không có hạch tạo bột. Sinh sản vô tính bằng tập đoàn sinh trưởng. Sinh sản hữu tính đẳng giao. Khi kết hợp tạo hợp tử có 4 roi và có thể tạo 4 thùy.



Hình 153: **Pyrobotrys sp.**
(a) Tập đoàn, (b) Tập đoàn *P. gracilis* (Korsh.) Korsh.
(Theo Silva và Papenfuss - 1953)

BỘ 2. TETRASPORALES

Tế bào giống *Chlamydomonas* nhưng không chuyển động hay chỉ chuyển động yếu trong khối nhầy, trừ pha sinh sản. Bộ này khá khó khăn khi tách riêng thành bộ, vì *Chlamydomonas* cũng chuyển thành trạng thái palmella không chuyển động, ngược lại kiểu trung gian như *Gloeococcus* (H.154), các tế bào có roi vận động yếu trong tập đoàn không vận động. Mặt khác lại hiện có roi giả ở các tế bào không vận động như ở *Tetraspora* và *Apiocystis* (H.163,164). Do vậy, Fritsch (1935) đã để bộ này là phân bộ của Volvocales, nhưng Smith (1950,1955), Bourrelly (1966) và Fott (1972) đều để một bộ riêng.

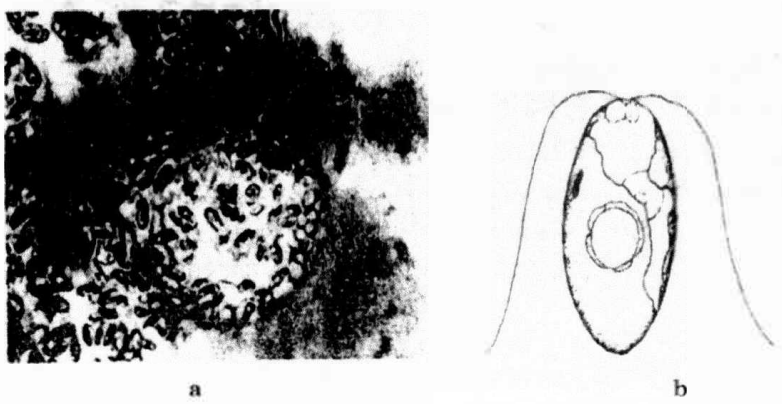
Sinh sản vô tính bằng phân mảnh ở các loài tập đoàn và hình thành động bào tử. Sinh sản vô tính là đẳng giao. Chu trình sống không có giao thế thế hệ, lưỡng bội chỉ có ở hợp tử. Sau đây chỉ xem xét và trình bày về ba họ.

HỌ 1. PALMELLACEAE

Như đã trình bày ở trên là ở giai đoạn palmella chúng rất khó phân biệt với Chlamydomonaceae. Nhưng nếu *Chlamydomonas* cho vào môi trường nuôi cấy thích hợp thì chúng chuyển sang giai doạn chuyển động có thể kéo dài hàng tháng, trong khi *Palmella* chỉ duy trì giai đoạn chuyển động trong vài ngày rồi chuyển sang tập đoàn *Palmella* nhờ tăng kích thước và phân mảnh do sự phân chia tế bào vẫn tiếp tục.

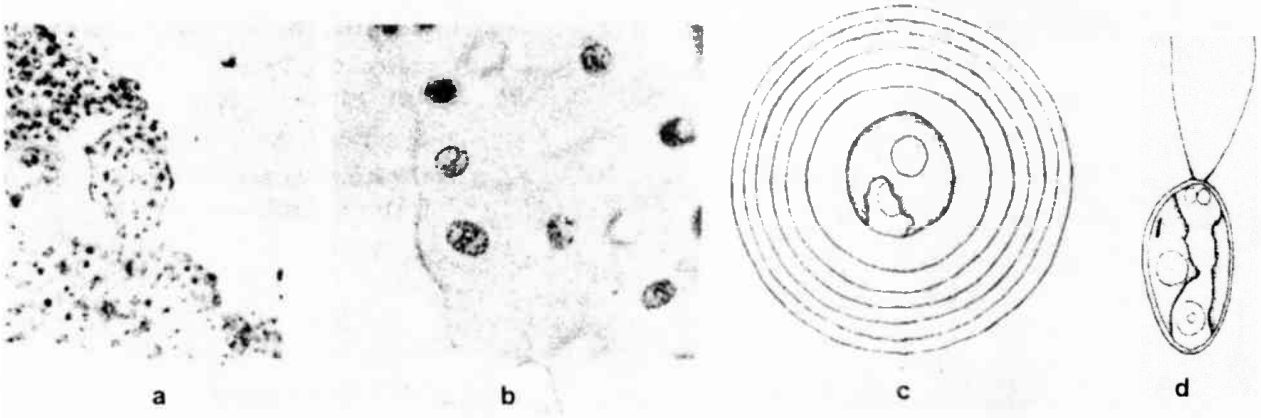
Chi Gloeococcus Braun. *G. minutissimus* (King, 1973) là thành viên nguyên thủy nhất của bộ (H.154). Cơ thể không phải là cộng bào, tập đoàn hình cầu chứa các tế bào hai roi giống *Chlamydomonas* chuyển động yếu nằm trong khối nhầy. Sinh sản bởi sự phân mảnh tập đoàn hay hình thành động bào tử. Động bào tử hai roi hình thành 2 hoặc 4 trong tế bào mẹ, được giải phóng ra, định cư rồi phát triển thành tập đoàn.

Chi Palmella Lyngbye (H.155). Các tế bào nằm trong một khối chung. Cấu trúc tế bào giống *Chlamydomonas* nhưng không có roi và không bào co bóp. Động bào tử hai roi và có màng.



Hình 154: ***Gloeococcus minutissimus*** King. *(theo Bold - 1978)*

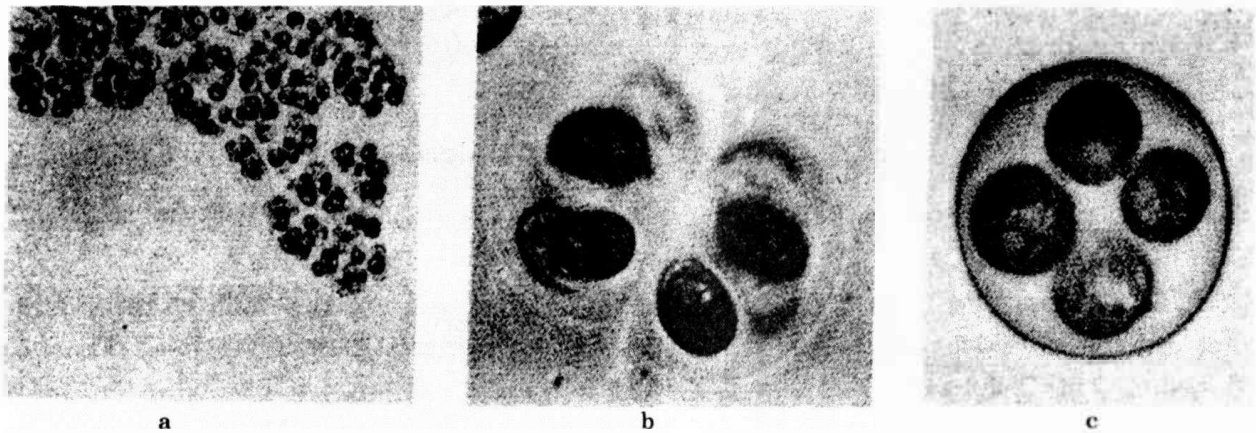
(a) Tập đoàn hình cầu, trong nó các tế bào chuyển động yếu,
(b) Tế bào đơn độc, giống tế bào *Chlamydomonas*.



Hình 155: ***Palmella texensis*** Groover. and Bold.

(a) Một phần của quần đoàn hình thành trong nuôi cấy, (b) Một phần của tập đoàn,
(c) Cấu tạo tế bào, (d) Động bào tử *(theo Groover và Bold - 1978)*

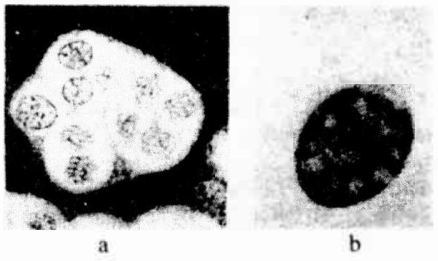
Chi Gloeocystis Naegeli, (H.156). Tế bào bao bọc bởi vách cứng cố định và có thể phân tầng. Các tế bào tạo nên các tập đoàn riêng rẽ, sẵn sàng tách khỏi khối chung và có thể sinh sản bằng cách nẩy nở. Theo King (1971) thì sinh sản vô tính bằng động bào tử, nhưng Naegeli thì lại không công nhận có động bào tử.



Hình 156: ***Gloeocystis*** sp.
(a) x 131 (b) x 675, (c) *G. ampla* Kuetz. (theo J. M. King - 1971)

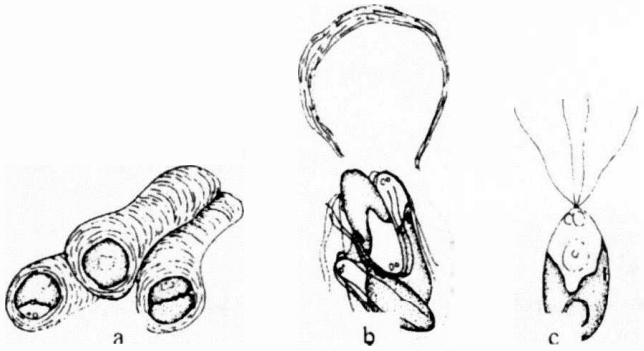
Chi Asterococcus Scherffel. (H. 157). Tế bào hình cầu nằm trong khối nhầy chung. Mỗi tế bào chứa một thể màu hình sao, các thùy của chúng đi ra từ hạch tạo bột trung tâm. Tế bào dinh dưỡng đôi khi chứa một điểm mắt và không bào co bóp. Động bào tử hai roi cũng được hình thành, nhưng sự phân chia tế bào hình thành bất động bào tử bên trong khối đã làm tăng kích thước của khối chung. Bất động bào tử cũng có khả năng chuyển thành chuyển động.

Chi Hormotila Borzi. Tập đoàn bao gồm các ống nhầy phân tầng và phân nhánh, bên trong có các tế bào. Động bào tử có hai roi trong khi động bào tử của *Hormotilopsis* có 4 roi (H. 158).



Hình 157: ***Asterococcus superbus*** **(Cienk.) Scherffel .**

(a) Tập đoàn bắt đầu phân mảnh, (b) Cấu tạo tế bào với thể màu hình sao *(theo J. M. King - 1971)*



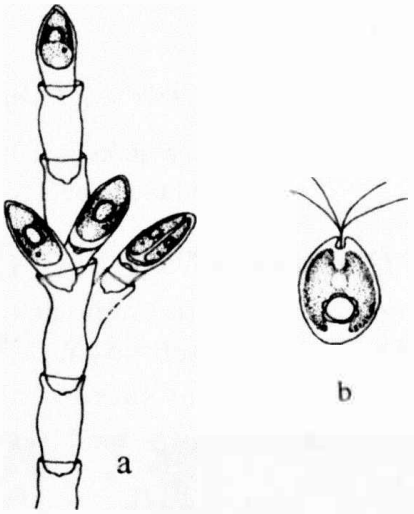
Hình 158: ***Hormotilopsis gelatinosa*** **Trainor and Bold.**

(a) Các tập đoàn, (b) Giải phóng động bào tử, (c) động bào tử *(theo Trainor và Bold - 1978)*

HỌ 2. CHLORANGIACEAE

Các thành viên của họ không có cuống và bám nhờ chân.

Chi Prasinocladus Kuckuck, (H.159). Tản gồm các phần hình ống với tế bào ở đỉnh. Sinh sản vô tính bằng động bào tử 4 roi, trên roi có hai hàng vẩy.



Hình 159: ***Prasinocladus marinus*** **(Cienk) Waerm Kuckuck.**

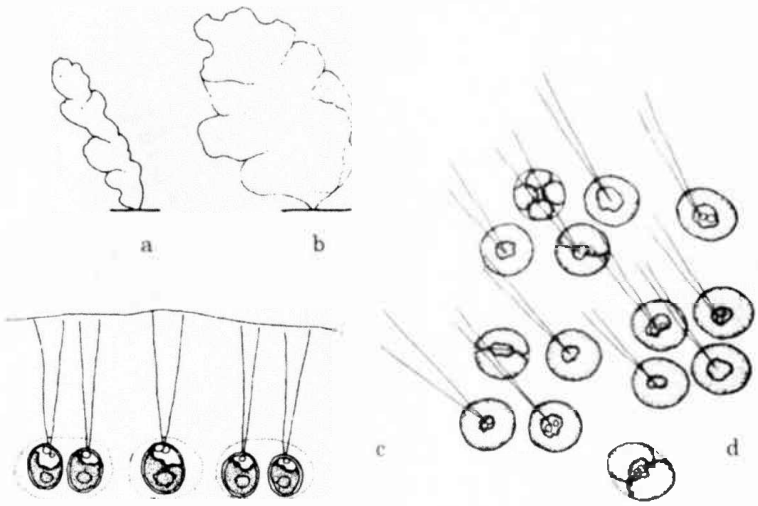
(a) Một phần của tập đoàn, (b) Động bào tử *(theo Bold - 1978)*

HỌ 3. TETRASPORACEAE

Tập đoàn không có liên hệ giữa các tế bào, là khối nhầy hay có hình dạng ở thời điểm nhất định. Hầu hết các tế bào có hai roi giả dài ở đầu trước. Các roi giả nhọn và không có khả năng vận động.

Chi Tetraspora Link, (H.160). Một số loài có thể tạo nên tập đoàn có hình dạng nhất định, lớn tới 15cm dài, hoặc không có hình dạng nhất định, nhầy hóa, rất trơn. Nhìn dưới kính hiển vi, ít nhất một số tế bào xếp thành nhóm 4 tế bào. Hai lần phân đôi liên tục (đặc trưng của sinh sản) đã làm cho tản sinh trưởng. Mỗi tế bào hay mỗi nhóm có bao nhầy riêng trong bao chung. Roi giả thiếu đôi sợi trung tâm so với roi thật, do vậy nó không có khả năng chuyển động. Động bào tử hai roi sản sinh khi điều kiện

môi trường thay đổi, sau một thời gian ngắn chuyển động nó định cư, rụng roi để phát triển thành tập đoàn mới. Roi của động bào tử không có liên quan gì tới roi giả. Sinh sản hữu tính là đẳng giao.

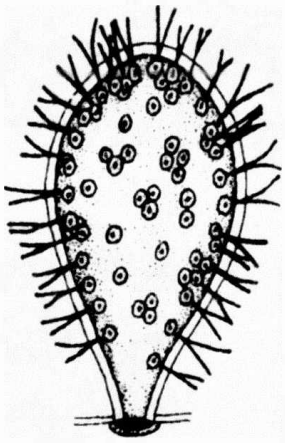


Hình 160: ***Tetraspora*** (theo Bold - 1978)

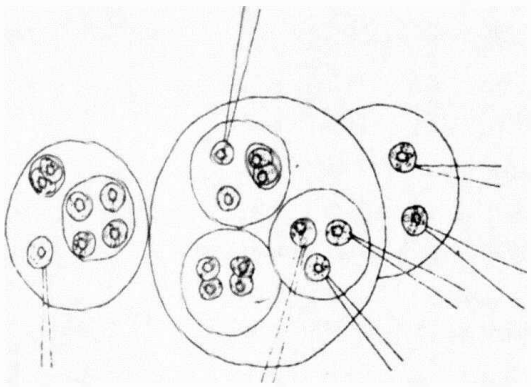
(a) *T. tubrica* (Roth) Ag., (b) *T. gelatinosa* Kuetz.,
(c) Cấu trúc tế bào nhìn từ bên; (d) Cấu trúc tế bào nhìn từ bề mặt

Chi Apiocystis Naegeli,(H.161). Tập đoàn hình túi luôn bám trên tảo khác hoặc thực vật bậc cao thủy sinh và thường gồm tới vài trăm tế bào lúc trưởng thành. Tế bào có thể có điểm mắt và cũng có roi giả đi ra khỏi khối chung. Sinh sản vô tính bằng động bào tử. Sinh sản hữu tính đẳng giao.

Chi Paulschulzia Skuja, (H.162). Sống phù du. Tập đoàn hình cầu hay gần hình cầu, gồm các tế bào có hai không bào co bóp và hai roi giả rất dài. Sự phân chia tế bào thường tạo bốn tế bào con. Sinh sản bằng động bào tử hai roi.



Hình 161: ***Apiocystis brauniana*** **Naeg.**



Hình 162: ***Paulschulzia pseudovolvox*** **Skuja.**

BỘ 3. CHLOROCOCCALES

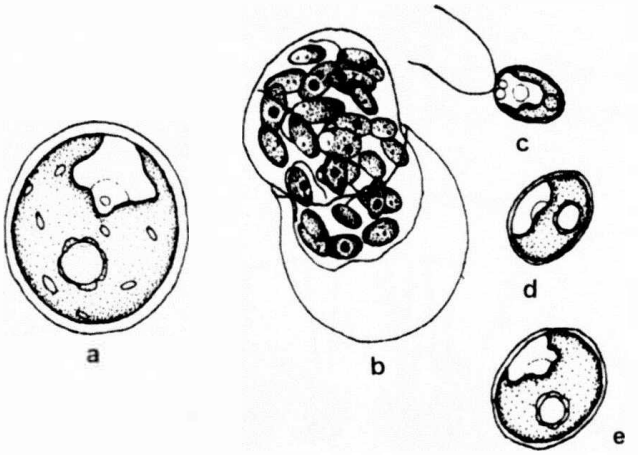
Tảo là đơn bào hay tập đoàn có các tế bào liên hệ với nhau, không chuyển động. Sự phân chia tế bào cho ra động bào tử và/ hoặc giao tử, chúng trần hoặc có màng và hoàn toàn tự do đối với tế bào mẹ sinh ra chúng (H.163). Bộ này tế bào bố mẹ không trực tiếp tạo tế bào con giống chúng bằng phân chia tế bào như ở Chlorosarcinales. Hầu hết tế

bào không phân cực và không có một số nội bào quan đặc biệt (như điểm mắt và không bào co bóp) như ở Volvocales và một số Tetrasporales, tuy nhiên chúng xuất hiện ở tế bào sinh sản chuyển động của chúng. Ở Việt Nam bộ này có khoảng hơn 300 loài (Dương Đức Tiến và Đặng Thị Sy, 2001). Sau đây chỉ xem xét bốn họ.

HỌ 1. CHLOROCOCCACEAE

Họ có chi lớn là *Chlorococcum* với khoảng 40 loài và vài chi khác được chọn như các cơ thể minh họa.

Chi Chlorococcum Meneghini. Phân bố rộng trong đất, nhưng phát triển tốt trong môi trường dịch thể khi nuôi cấy. Tảo là tế bào đơn độc hình cầu, chứa một thể màu ở vách (đôi khi hình chén) chứa một hay nhiều hạch tạo bột. Sinh sản bằng phân chia tế bào tạo động bào tử có cấu tạo giống *Chlamydomonas*, trong điều kiện bất lợi của môi trường như hết chất dinh dưỡng có thể chúng hình thành bất động bào tử nhưng vẫn tiềm tàng khả năng vận động. Sinh sản hữu tính là đẳng giao.

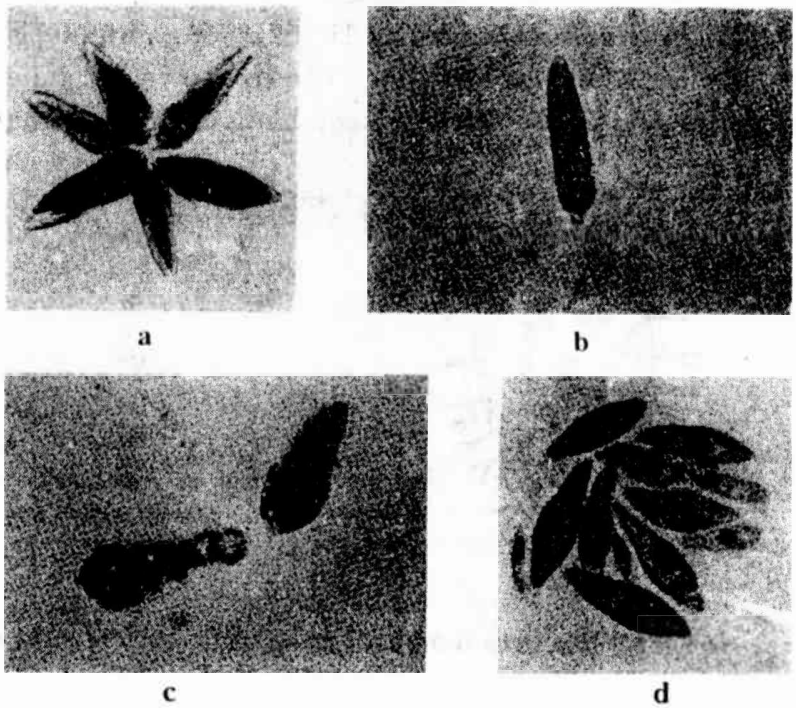


Hình 163: ***Chlorococcum*** *(theo Bold - 1978)*

(a) - (e) *C. infusionum* (Schrank.) Menegh.
(a) tế bào dinh dưỡng trưởng hành, (b) giải phóng động bào tử,
(c) - (e) Phát triển của động bào tử .

Chi Characium A. Braun, (H.164). Chi này có tác giả tách riêng thành họ do tế bào có cuống và bám. Hầu hết chúng bì sinh trên tảo khác hay thực vật bậc cao thủy sinh, cũng có loài bám trên đất và trên vật không sống. Do vậy bì sinh không phải là bắt buộc. Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai roi và sinh sản hữu tính là đẳng giao.

Pseudocharacium khác với *Characium* là động bào tử có bốn roi (H.165).

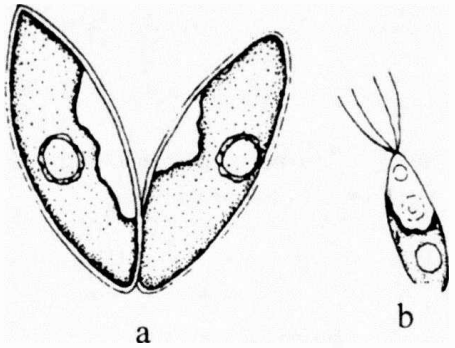


Hình 164: ***Characium*** (theo Bold)

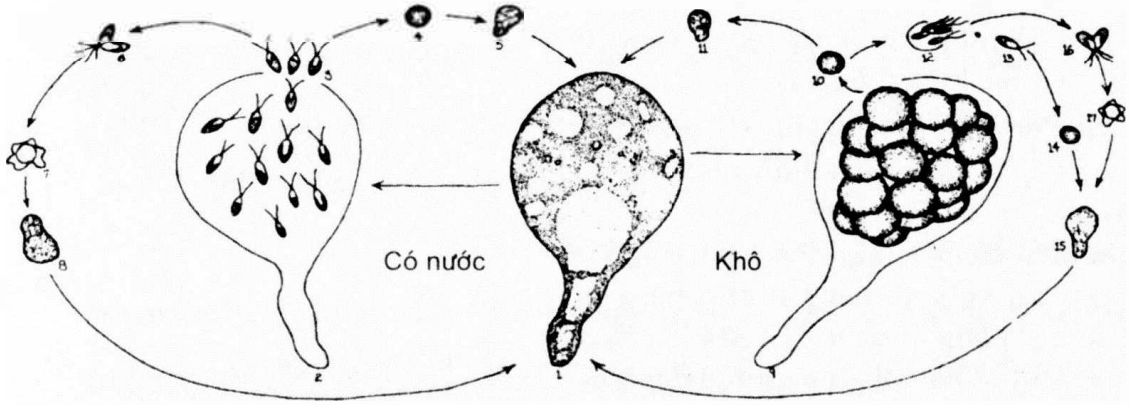
(a) - (c) *C. oviforme* Lee and Bold.
(a) Tế bào dinh dưỡng bám bởi chân ngắn của nó,
(b) Chân của một tế bào đơn độc,
(c) Hình thành động bào tử,
(d) *C. vacuolatum* Lee and Bold.

HỌ 2. PROTOSIPHONACEAE

Chi Protosiphon Klebs, (H.166). Phân bố rộng trên đất trọc, làm cho đất có màu xanh. Khi đất khô, chúng trở nên đỏ da cam. Trong tự nhiên hay trong nuôi cấy tế bào hình túi của nó đạt tới 1mm. Một đầu kéo dài như dạng rễ, một đầu phình to. Chúng có một không bào trung tâm lớn và một thể màu hình mạng, một số hạch tạo bột trên thể màu. Tế bào non có nhiều nhân là do nhân phân chia nhưng không phân chia tế bào. Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai roi, trong điều kiện nhất định động bào tử có thể làm nhiệm vụ như giao tử.



Hình 165: ***Pseudocharacium* sp.**
(a) Hai tế bào dinh dưỡng (b) Động bào tử.



Hình 166: ***Protosiphon botryoides* Klebs. – Tóm tắt chu trình sống**

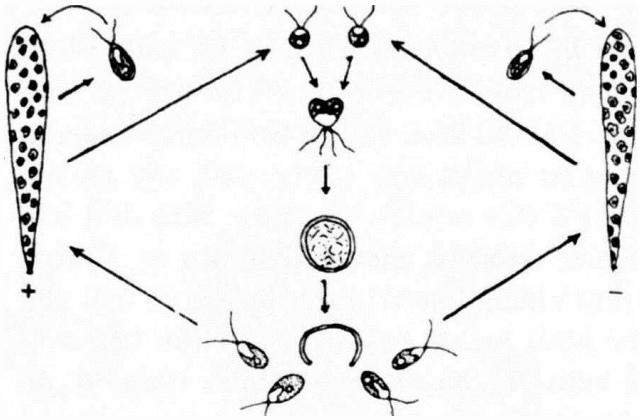
1. Túi dinh dưỡng; 2. Túi động bào tử, 3 - 5. Sự phát triển vô tính thành túi dinh dưỡng;
6. Kết hợp giao tử; 7. Hợp tử; 8. Nảy mầm; 9. Sự hình thành nang bào tử;
10 - 11. Sự phát triển của bào tử nang thành túi dinh dưỡng;
12 - 15; Động bào tử hình thành trong bào tử nang rồi giải phóng ra phát triển thành túi dinh dưỡng;
16 - 17. Sự kết hợp của giao tử thành túi dinh dưỡng (theo Bold - 1978)

HỌ 3. CHARACIOSIPHONACEAE

Họ có một chi *Characiosiphon* Iyengar., (H.167). Chi này sống ở nước, mọc trên đá ở các suối nông. Thể cộng bào kéo dài hình trụ và hẹp lại ở đầu bám. Trong nuôi cấy chúng có thể đạt tới 0,5cm chiều dài và 0,1cm chiều rộng. Chúng chứa một không bào trung tâm lớn, bao quanh bởi lớp nguyên sinh chất mỏng chứa các lạp thể hình đĩa lớn có một hạch tạo bột ở trung tâm.

Chúng không giống Caulerpales vì không có sắc tố siphonein và siphonoxanthin. Một số lớn không bào co bóp có trong nguyên sinh chất, đặc biệt là ở vùng lân cận thể màu.

Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai roi, chúng chuyển động vài giờ trước khi định cư. Bất động bào tử cũng được hình thành. Sinh sản hữu tính bằng giao tử hai roi, nhỏ hơn động bào tử và hơi amíp.



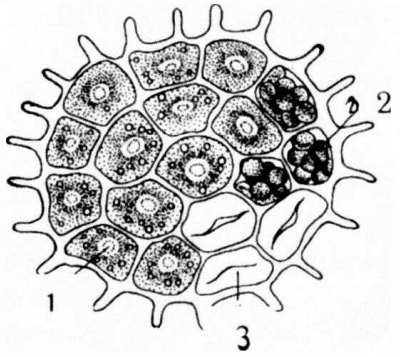
Hình 167: ***Characiosiphon rivularis***
Tóm tắt chu trình sống

+ và – là các tản sinh sản vô tính bằng sản sinh động bào tử. Chúng đồng thời cũng sản sinh giao tử. Hợp tử nảy mầm cho 4 động bào tử.

(Theo bold - 1978)

HỌ 4. HYDRODICTYACEAE

Các thành viên của họ có tổ chức tập đoàn có liên hệ giữa các tế bào. Phân bố ở nước đứng và nước vận động yếu. Ba chi của họ sẽ được thảo luận dưới đây.



Hình 168: ***Pediastrum***

1. Tế bào sinh dưỡng;
2. Tế bào đã tạo động bào tử;
3. Tế bào đã giải phóng tập đoàn sinh trưởng

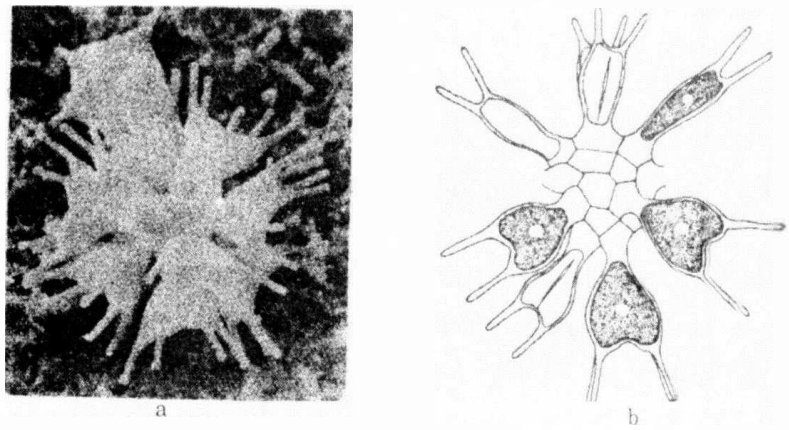
Chi Pediastrum Meyen, (H. 168). Tập đoàn dạng bản, các tế bào dính với nhau nhờ mép tế bào, một số loài tế bào giữa có một hay hai mấu giống sừng. Phần lớn sống phù du. Sinh sản vô tính bằng hình thành tập đoàn sinh trưởng. Trong quá trình này tế bào chất của tế bào phân chia tạo động bào tử hai roi, sau pha chuyển động trong tế bào mẹ, các động bào tử rụng roi và liên kết với nhau thành tập đoàn. Sinh sản hữu tính là sự kết hợp của các giao tử hai roi, giống động bào tử nhưng nhỏ hơn. Sự kết hợp diễn ra ngoài tế bào mẹ. Sau khi kết hợp tạo hợp tử. Hợp tử sau giai đoạn nghỉ tạo động bào tử, và chúng nhanh chóng mất khả năng chuyển động, vách dày lên, thành các tế bào nhiều diện. Tập đoàn mới sinh ra trong tế bào nhiều diện này cho tới khi thoát ra gọi là sự nảy mầm.

Chi Sorastrum Kuetz., (H. 169). Tập đoàn hình cầu, các tế bào thành viên có một tới bốn gai ở mặt ngoài của chúng. Các chân gốc của chúng nhập lại ở trung tâm của tập đoàn. Tế bào trưởng thành chứa nhiều nhân, mỗi tế bào có một thể màu hình khối với một hạch tạo bột. Sinh sản bằng các tập đoàn sinh trưởng hình thành từ động bào tử sản sinh bởi mỗi tế bào giống như ở *Pediastrum* và *Hydrodictyon.*

Chi Hydrodictyon Roth., (H.170). Tên của nó có nghĩa là lưới nước. Phân bố rộng ở nước đứng hay chảy chậm giàu dinh dưỡng. Tập đoàn hình lưới kín dạng trụ, các tế bào cũng hình trụ. Tập đoàn có thể dài tới hàng mét, tế bào trong tập đoàn to hơn thì to hơn, chúng nối đầu với nhau thành mắt lưới hình đa giác, thường mỗi đa giác tạo nên bởi sáu tế bào, nhưng từ ba tới chín tế bào cũng có thấy. Các tế bào của tập đoàn chứa không bào trung tâm lớn và nguyên sinh chất với thể màu hình mạng với các hạch tạo bột và nhiều nhân nhỏ hình cầu.

Sinh sản vô tính bằng tập đoàn sinh trưởng, tập đoàn này tạo thành từ các động bào tử hai roi chuyển động trong nguyên sinh chất giữa vách tế bào và màng không

bào. Sau giai đoạn chuyển động, động bào tử mất roi nhóm thành nhóm, sắp xếp và gắn với nhau tạo tập đoàn hình trụ non trước khi vách tế bào mẹ bị phá vỡ để giải phóng nó ra ngoài.

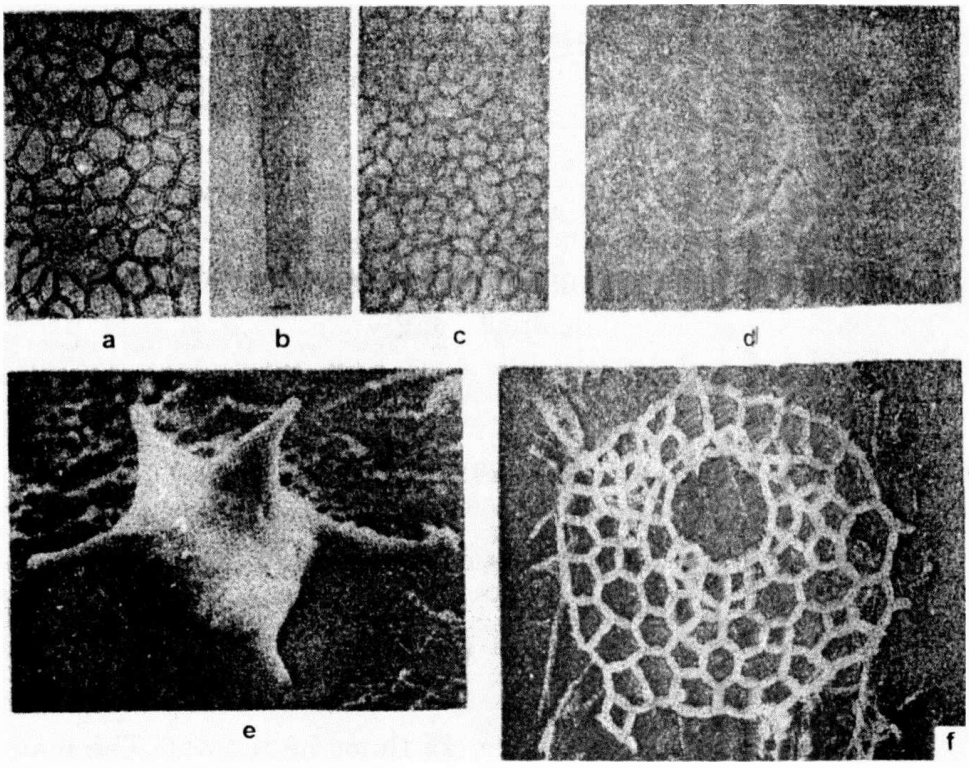


Hình 169: ***Sorastrum americanum*** (Bohlin) Schmidle.

(a) Hình tập đoàn chụp qua kính hiển vi điện tử.

(b) Tập đoàn với ba tế bào đã giải phóng tập đoàn sinh trưởng (từ Bold, 1978)

Sinh sản hữu tính là đẳng giao, các giao tử bơi tự do trong khoang tế bào trước khi ra môi trường nước qua một lỗ trên vách tế bào mẹ. Hợp tử tăng trưởng rồi giảm nhiễm tạo bốn động bào tử. Các động bào tử định cư rồi hình thành tế bào đa diện, tế bào này nẩy mầm cho ra một bản tròn hay lưới hình túi hai lớp. Sau đó các tế bào của lưới tăng trưởng dần hình thành nên lưới hình trụ.



Hình 170: ***Hydrodictyon reticulatum*** (L.) Lagerh.

(a) Một phần của tập đoàn non khi còn là hình bản, (b) Tập đoàn non hình thành trong tế bào mẹ, (c) Một phần lưới non đã tăng trưởng khá, (d) Hợp tử nảy mầm hình thành 4 động bào tử và nó nảy mầm tại chỗ tạo tế bào đa diện, (e) Tế bào đa diện, (f) Lưới tròn ở giai đoạn non sinh ra từ tế bào đa diện (từ Bold – 1978)

BỘ 4. CHLOROSARCINALES

Sự khác biệt của bộ này với các bộ khác là khả năng phân bào kiểu desmoschisis hay còn gọi là "sự phân chia tế bào dinh dưỡng", đó là một quá trình liên đới như sau:

(1) Phân chia nhân, phân chia tế bào và lắng tụ vách tế bào;

(2) Các sản phẩm của phân chia hoặc là các tế bào chuyển động, tiềm tàng chuyển động hoặc các tế bào đặc biệt khác;

(3) Sự phát triển của vách tế bào của các tế bào chất mới phân chia được khởi đầu ngay và tiếp nối với vách tế bào mẹ;

(4) Mỗi phần tế bào chất trẻ hình thành một màng trên toàn bộ bề mặt của nó;

(5) Màng của tế bào chất trẻ duy trì liên hệ chặt chẽ với màng tế bào mẹ, ít nhất trong một giai đoạn ngắn;

(6) Sự phá vỡ hay hydrat hóa màng tế bào mẹ để giải phóng các sản phẩm phân chia không xảy ra ngay lập tức mà diễn ra từ từ. Kiểu phân chia này khác với phân chia ở hầu hết các bộ tảo đơn bào khác là các sản phẩm phân chia hoặc là trần hoặc là bao bọc bởi màng mới không có liên quan tới màng tế bào mẹ và ngay lập tức màng tế bào mẹ bị phá hủy khi sự phân chia kết thúc để giải phóng các sản phẩm.

Sự khác biệt của các chi trong bộ có thể thấy trong khóa định loại các chi sau đây:

1. Động bào tử có 4 roi.....*Planophila*

1. Động bào tử hai roi.....2

2. Tế bào không có hạch tạo bột.....*Chlorosarcina*

2. Tế bào có hạch tạo bột.....3

3. Thể màu hình chén và ở vách.....4

3. Thể màu ở trụ hay hình sao.....6

4. Các tế bào thường tạo thành khối lập phương, toàn bộ trông giống mô, động bào tử nhanh chóng trở thành hình cầu ngay khi trở nên bất động .....*Chlorosapsis*

4. Các tế bào thường tạo thành những đống tứ diện nếu tập hợp lại, không bao giờ thành các gói nhỏ hình lập phương.....5

5. Động bào tử không thành hình cầu ngay lập tức khi trở nên bất động..... .....*Tetracystis*

5. Động bào tử trở thành hình cầu ngay lập tức khi trở nên bất động..... .....*Pseutetracystis*

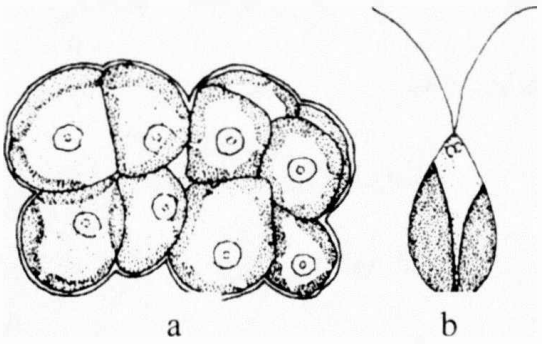
6. Thể màu đính trục, hạch tạo bột ở ngoài tâm.....*Axilosphaera*

6. Thể màu hình sao, hạch tạo bột ở tâm.....*Borodinellopsis*

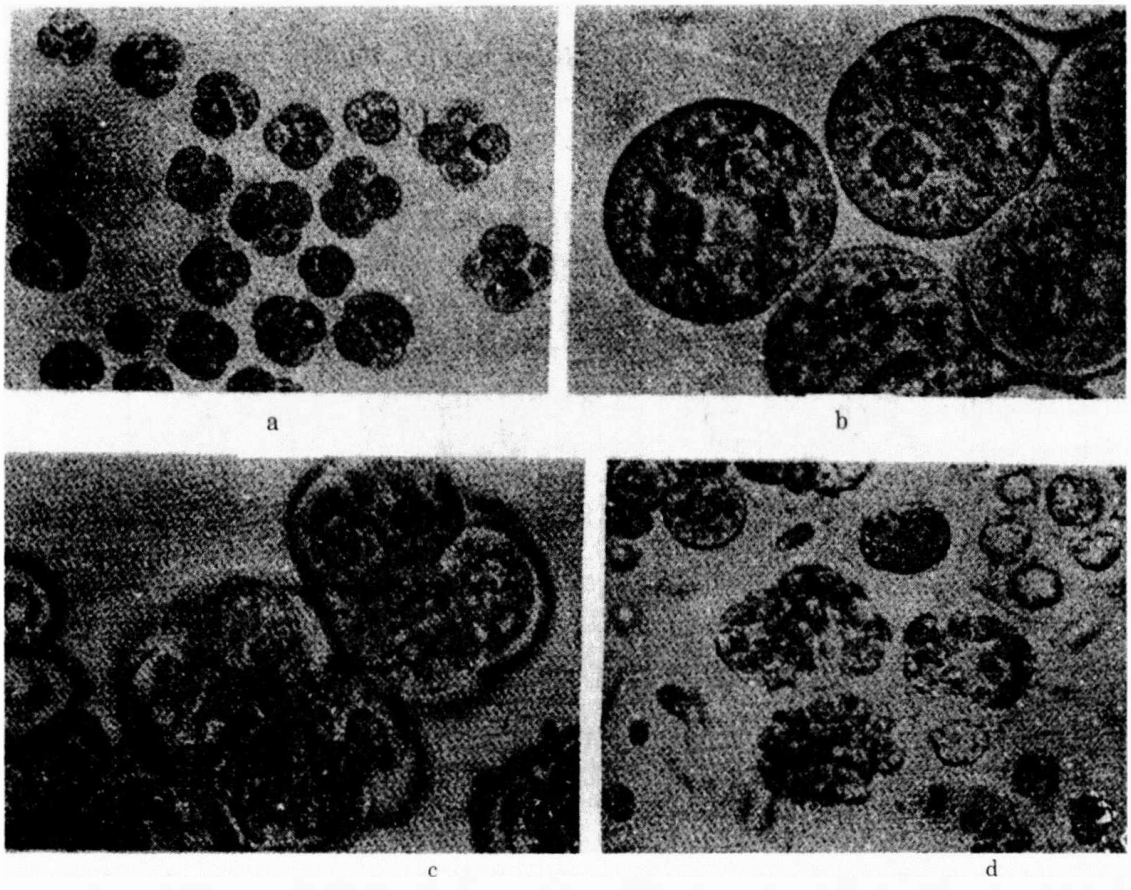
HỌ CHLOROSARCINACEAE

Chi Chlorosarcina Gerneck. Đây là chi thuộc hệ tảo đất. Thể màu hình chén ở biên không có hạch tạo bột (H.171), nhưng lại có ở *Chlorosarcinopsis*. Cả hai chi này thường tạo thành các túi hình lập phương, toàn bộ trông giống mô. Sinh sản hình thành động bào tử hai roi, sau giai đoạn chuyển động ngắn nó nhanh chóng trở thành tế bào sinh dưỡng hình cầu nhỏ. Sinh sản hữu tính đẳng giao.

Chi Tetracystis Brown and Bold, (H.172) cũng là thành viên của hệ tảo đất thổ nhưỡng. Các tế bào có thể màu ở biên với các hạch tạo bột. Kết quả phân chia tế bào kiểu desmoschisis tạo tứ diện hoặc các bộ bốn hình chữ thập mà tụ tập thành các u giống mô nhưng không phải hình lập phương. Động bào tử của chúng không giống ở *Chlorosarcina* và *Chlorosarcinopsis* là vẫn giữ dạng trứng nhọn lúc đã bất động, mà chỉ trở thành hình cầu trong suốt quá trình sinh trưởng sau đó. Sinh sản hữu tính đẳng giao đã được thông báo bởi Brown và Bold (1964) khám phá ở *T. aggregata, T. exentrica* và *T. isobilateralis*. Các tác giả này cũng đã mô tả siêu cấu trúc của vài loài *Tetracystis*. Arnot và Brown đã nghiên cứu điểm mắt và hạch tạo bột của động bào tử bằng kính hiển vi điện tử suốt giai đoạn phát sinh động bào tử. Hạch tạo bột đã biến mất trong tế bào mẹ và hạch tạo bột mới xuất hiện trong các động bào tử.

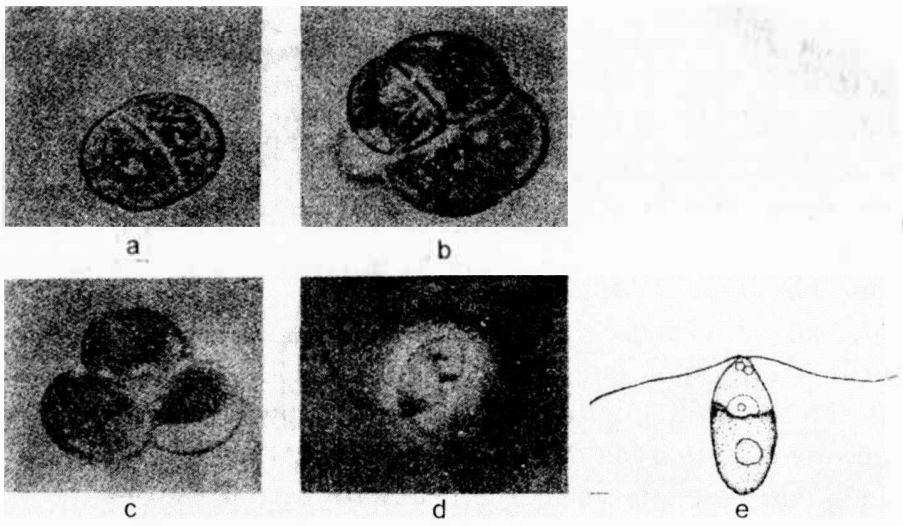


Hình 171: ***Chlorosarcina longispinosa*** Chantanachat and Bold.
(a) phức hợp tế bào
(b) động bào tử (theo Bold - 1978)



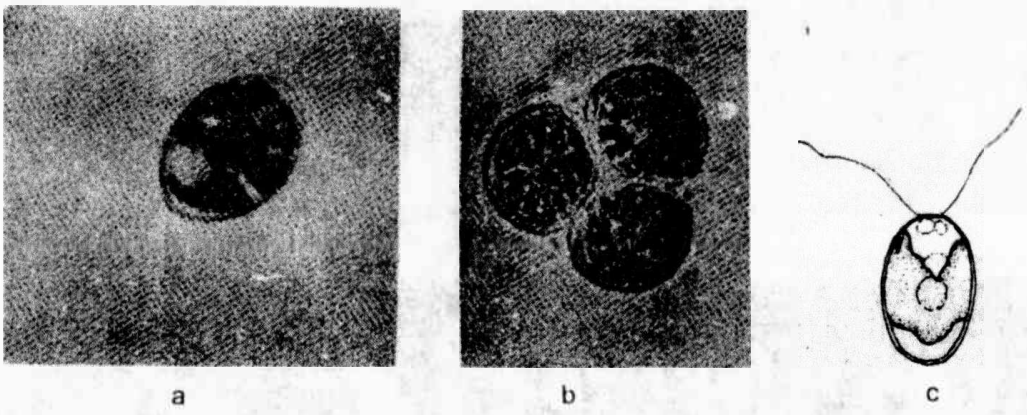
Hình 172: ***Tetracystis*** (theo Bold - 1978)
(a) *T.* sp. cơ thể với tứ phân tử diện;
(b), (c) *T. isobilaterlis* Brown and Bold, bổ đôi và bổ tư;
(d) *T.* sp. (như (a)) sự phát sinh bào tử

Chi Pseudotetracystis Arneson, (H. 173). Khác với *Tetracystis* là động bào tử trở thành hình cầu ngay khi trở nên bất động. Sinh sản hữu tính ở *P. terrestris* bằng dẳng giao tử kéo dài.



Hình 173: ***Pseudotetracystis terrestris*** **Arneson**
(a), (b) và (c) Các tế bào sinh dưỡng, (d), (e) Động bào tử (theo Bold - 1978)

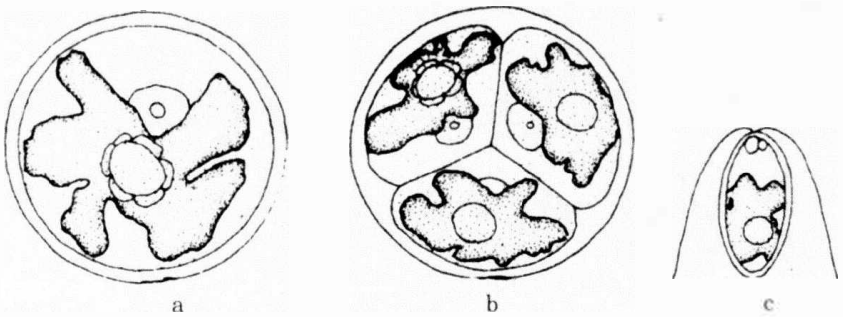
Chi Borodinellopsis Dykstra, (H.174). Tương tự *Tetracystis* là phân chia tế bào tạo các khối không phải hình lập phương, nhưng khác là các tế bào có thể màu hình sao với các hạch tạo bột ở trung tâm. Động bào tử hai roi duy trì dạng hình trứng nhọn khi đã bất động và chuyển thành hình cầu trong quá trình sinh trưởng.



Hình 174: ***Borodinellopsis texensis*** **Dykstra.**
(a) Tế bào sinh dưỡng trẻ với thể màu hình sao, (b) Bổ tư của tế bào sinh dưỡng, (c) Động bào tử (theo Dykstra)

Chi Axilosphaera Cox and Deason, (H.175). Khác với *Tetracystis* là có một lạp thể đính trục với hạch tạo bột hơi lệch tâm. Sự phân bào bổ đôi, bổ tư và thường được tách ra, cơ thể sản sinh động bào tử giống *Chlamydomonas*.

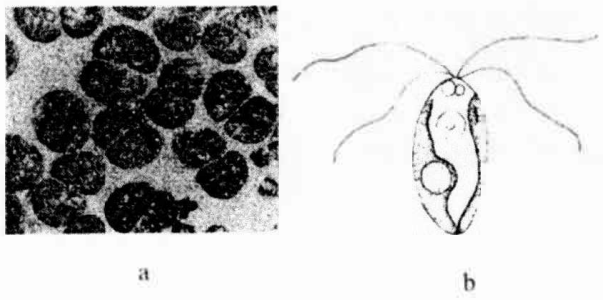
Chi Planophila Gerneck, (H. 176). Mặt nào đó giống *Chlorosarcinopsis*, nhưng động bào tử của chúng có 4 roi. Có thể có một hoặc hai không bào co bóp trong tế bào sinh dưỡng. Thể màu có từ một tới ba hạch tạo bột. Tế bào có một nhân. Bên cạnh hình thành động bào tử 4 roi, bất động bào tử cũng có thể được hình thành. Động bào tử trở thành hình cầu ngay khi ngừng chuyển động. Sinh sản hữu tính không phát hiện thấy.



Hình 175: ***Axilosphaera vegetata*** **Deason. (từ Bold, 1978, sửa đổi từ Cox và Deason.)**
(a) tế bào sinh dưỡng nhìn từ đỉnh với thể màu đính (b) phân bào bổ tư, (c) động bào tử.

BỘ 5. CHLORELLALES

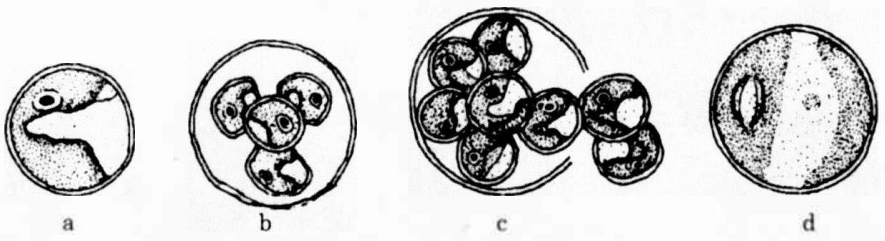
Đơn bào sống đơn độc hay sống tập đoàn, không tạo động bào tử, và chỉ một số hình thành giao tử có roi (*Eremosphaera, Golenkinia, Scenedesmus*). Sinh sản bằng bất động bào tử và tập đoàn tự sinh. Tập đoàn thì thuộc kiểu các tế bào có liên hệ với nhau (*Scenedesmus*). Tế bào có thể màu bên hay hình thấu kính lồi với hạch tạo bột và đơn nhân. Tảo sống phù du, một vài chi như *Chlorella* sống cả ở biển và nước ngọt. Sau đây chỉ chọn một số chi trong số 60 chi của bộ.



Hình 176: ***Planophila terrestris*** **Groover and Hofstetter,**
(a) Tế bào sinh dưỡng, (b) Động bào tử.
(Theo Groover and Hofstetter - 1978)

HỌ 1. CHLORELLACEAE

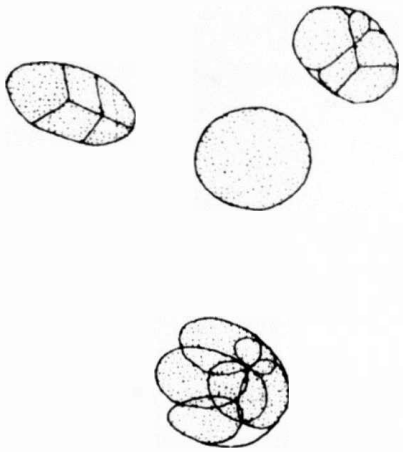
Chi Chlorella Beijerinck, (H.177). Tế bào hình cầu hay hình ellip, thường sống đơn độc. Tế bào vách mỏng, thể màu gần vách, có một ở hầu hết loài. Tảo sống trên đất ẩm, trong cả nước ngọt và nước biển. Có khá nhiều loài có khả năng sống cộng sinh với động vật nhất định như *Hydra viridis*. Sinh sản vô tính bằng bào tử sinh trưởng, mỗi tế bào trưởng thành có thể phân chia hình thành 4,8 hoặc 16 tự bào tử, chúng được tự do khi vách tế bào mẹ rách hay hòa tan.



Hình 177: ***Chlorella*** (theo Fott và Nováková - 1969)
(a) - (c) *Chlorella* sp.: (a) Tế bào sinh dưỡng; (b), (c) Giải phóng tự bào tử,
(d) *Ch. vulgaris* Beij. var. *vulgaris* Fott.

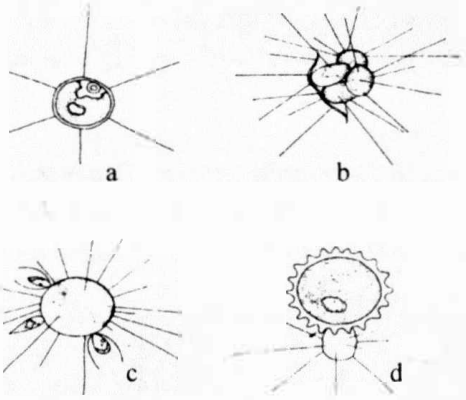
Chi Prototheca Kruger, (H.178). Thường được xem là *Chlorella* không màu. Các tế bào hình cầu hay hình elip sản sinh bào tử sinh trưởng. Theo Ashford và cộng tác và Pringsheim thì cho rằng chúng có thể gây bệnh cho người.

Chi Golenkinia Chodat, (H.179). Tảo đơn bào sống đơn độc, hình cầu, trên vách có các gai. Tổ chức tế bào giống *Chlorella*. Chi có hai hoặc ba loài. Ellis và Machlis (1968A) đã nghiên cứu dinh dưỡng của 4 loài đã chỉ ra chỉ có một trong chúng không đòi hỏi vitamin cho sinh trưởng. Sinh sản vô tính bằng cách sản sinh 2, 4 hoặc 8 tự bào tử. Sinh sản hữu tính là noãn giao.

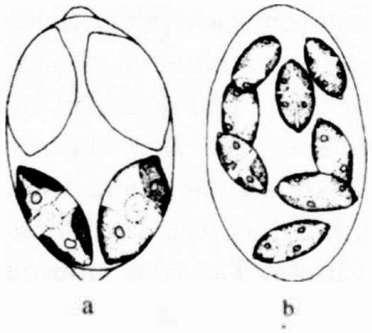


Hình 178: ***Prototheca moriformis*** **Krueg.**
Sự hình thành và giải phóng tự bào tử (từ bold - 1978)

Chi Oocystis Naegeli, (H.180). Có thể là tế bào đơn độc hay thành nhóm của vài thế hệ trong vách tế bào mẹ. Nhiều loài vách tế bào dày lên ở cực. Tế bào có thể chứa một thể màu ở ngoại biên hoặc vài thể màu, có hoặc không hạch tạo bột. Chúng sống ở nước đứng và cả ở đất. Sinh sản bằng cách hình thành tự bào tử.

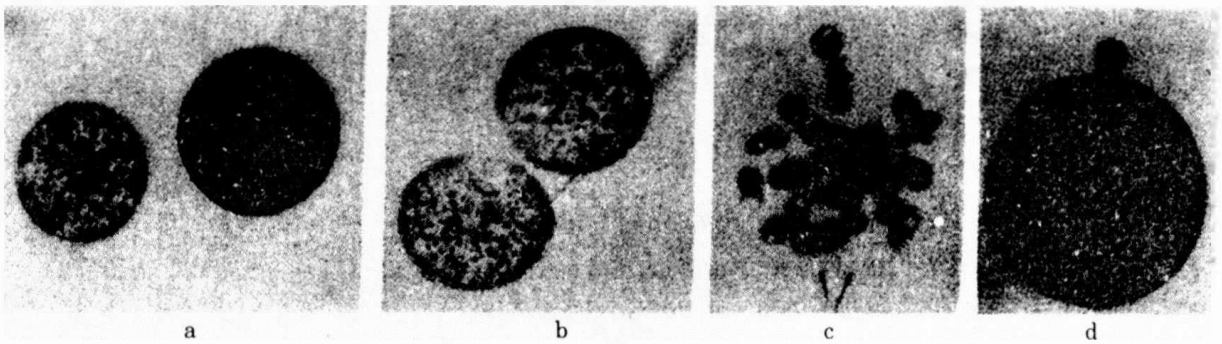


Hình 179: ***Golenkinia minutissima*** **Lyengar & Balakrishnan.**
(a) Tế bào sinh dưỡng nhìn từ đỉnh, (b) Giải phóng tự bào tử, (c) Tế bào noãn với tinh trùng, (d) Hợp tử với sự tồn tại vách noãn. (Theo Starr - 1963)



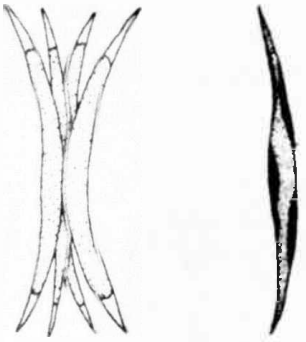
Hình 180: ***Oocystis marsonii*** **Lemm.**
(a) Tế bào với 4 tự bào tử, (b) Tế bào với 8 tự bào tử (theo Reháková - 1969)

Chi Eremosphaera De Bary, (H.181). Khác với *Chlorella* là tế bào khá lớn, có loài (*E. viridis*) đường kính có thể đạt 200µ. Tế bào có nhiều thể màu hình thấu kính lồi, hầu hết có hạch tạo bột. Sinh sản vô tính tạo nên hai hoặc hơn tự bào tử và được giải phóng khi vách tế bào mẹ bị phá. Sinh sản hữu tính noãn giao, mỗi tế bào sản sinh 16, 32 hay 64 tinh trùng.



Hình 181: ***Eremosphaera viridis*** **Debary.**
(a) Tế bào sinh dưỡng, (b) Giải phóng tự bào tử, vách tế bào mẹ còn thấy được, (c) Giao tử nang chứa tinh trùng, (d) Thụ tinh (theo Kies - 1967)

Chi Ankistrodesmus Corda, (H.182). phổ biến ở đất và nước. Tế bào hình trụ dài và thường nhỏ dần về hai đầu và có thể xoắn lò xo. Các tế bào đôi khi nhóm thành nhóm nhỏ và mỗi một có một nhân ở giữa và thể màu ở biên không có hạch tạo bột. Sinh sản vô tính bằng cách hình thành 2 - 16 tự bào tử và nằm trong tế bào mẹ, vách tế bào mẹ rách ở giữa để giải phóng tự bào tử.

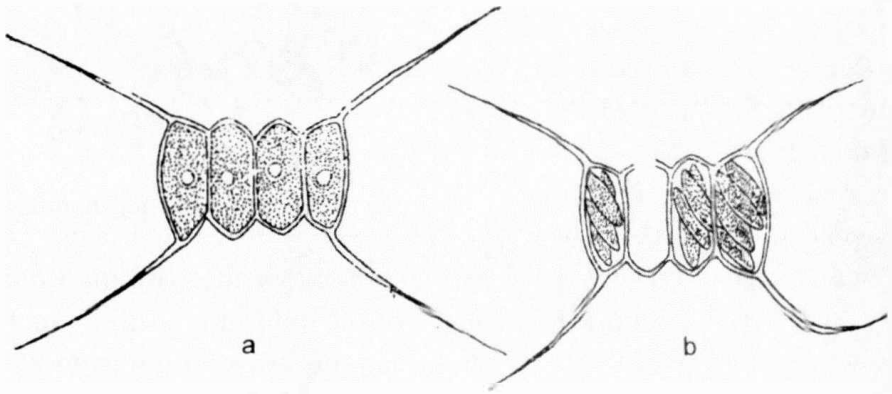


Hình 182: ***Ankistrodesmus falcatus*** **(Corda) Ralfs.**
Nhóm và tế bào đơn độc thấy thể màu

HỌ 2. SCENEDESMACEAE

Các thành viên của họ là tập đoàn kiểu các tế bào có liên hệ với nhau, sống phù du, cũng có thể có trong đất. Sinh sản bằng tự bào tử, vài loài có hình thành giao tử hai roi.

Chi Scenedesmus Meyen, (H.183). Phân bố rộng trong nước ngọt và đất. Tế bào hình trụ với các đầu tròn tù hay nhọn, liên kết bên tạo tập đoàn 4 hay 8 hoặc 16 tế bào, ít khi là 2. Một số loài ở các góc hay mép tế bào có các gai. Các tế bào đơn hạch và một thể màu mỏng với một hạch tạo bột. Môi trường sống có ảnh hưởng rất nhiều đến số lượng tế bào trong tập đoàn và có thể là không hình thành tập đoàn. Sinh sản là sự hình thành tập đoàn con trong mỗi tế bào. Trainor và Burg (1965) đã thông báo về khả năng hình thành giao tử hai roi đẳng giao ở *S. obliquys*, cho tới nay cũng chỉ có thông báo này về sinh sản hữu tính.

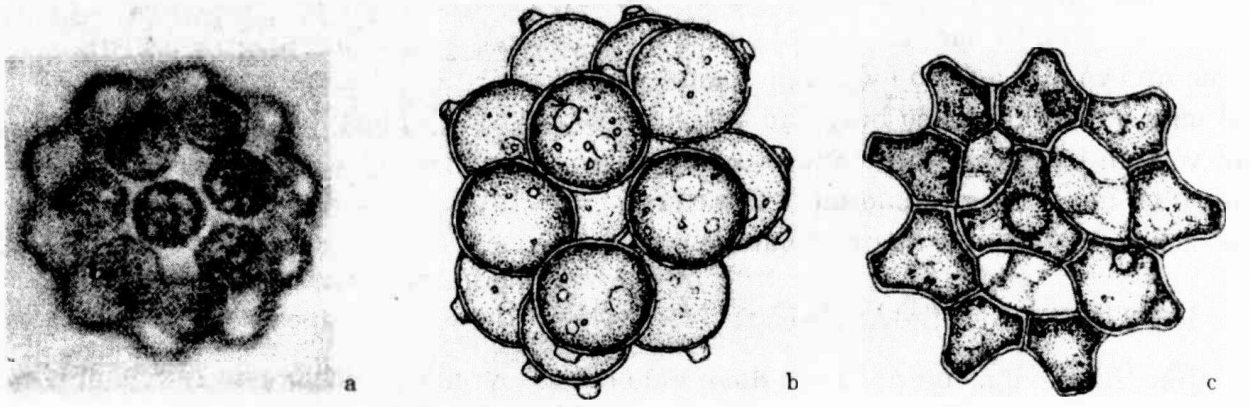


Hình 183: ***Scenedesmus***: (a) Tập đoàn trưởng thành,
(b) Hình thành tập đoàn con trong mỗi tế bào mẹ, một tế bào đã giải phóng tập đoàn con

Chi Coelastrum Naegeli, (H.184). Không phổ biến bằng *Scenedesmus*. Tập đoàn kiểu các tế bào có liên hệ với nhau phần lớn các loài là hình cầu rỗng gồm từ 4 tới 128 tế bào. Tùy loài mà các tế bào trong tập đoàn giáp nhau hay chỉ liên kết qua các phần kéo dài của vách tế bào. Các tế bào đơn nhân giống *Chlorella*, trừ *C. probiscideum* Bohlin, được phát hiện có nhiều nhân khi già. Sinh sản là sự hình thành tập đoàn con trong mỗi tế bào. Trainor và Burg (1965) phát hiện có hình thành các tế bào 2 roi, 3 roi hoặc bốn roi ở *C. microsporum* Naegeli trong điều kiện đói nitơ.

Chi Dictyosphaerium Naegeli, (H.185). Tập đoàn kiểu các tế bào có liên hệ với nhau, bao gồm các nhóm 4 tế bào sinh ra trên một chân. Chân đã tách từ các vách của tế bào mẹ khi giải phóng tự bào tử, quá trình này lặp lại đã tạo nên tập đoàn dạng cây, chúng nằm trong khối nhầy. Mỗi tế bào có cấu tạo giống *Chlorella*. Sinh sản hữu tính

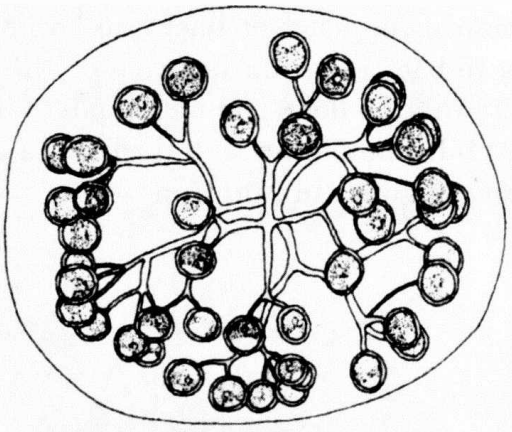
noãn giao được phát hiện ở loài *D. indicum* Iyeng. and Raman. Sinh sản chủ yếu bằng sự hình thành tự bào tử không chuyển động và tập đoàn con trong mỗi tế bào mẹ.



Hình 184: ***Coelastrum***

(a) *C. microsporum* Naeg; (b) *C. cubicum* Naeg; (c) *C. probiscideum* Bohl (theo Skuja)

BỘ 6. ULOTRICHALES



Hình 185: ***Dictyosphaerium pulchellum*** **Wood.**

Tảo đa bào dạng sợi không phân nhánh với các tế bào đơn hạch. Nhiều chi sản sinh động bào tử. Tảo sống thủy sinh trong nước ngọt, nước biển hay một số có thể sống trong đất và bề mặt đập. Một số (như *U. zonata*) có tế bào gốc biến đổi thành chân hay đĩa là cơ quan bám vào cơ chất. Số khác (như *Klebsormidium*) lại phù phiêu tự do, không có tế bào gốc. Các sợi sinh trưởng kiểu khuếch tán hoặc tổng quát, trong đó tất cả các tế bào (trừ tế bào chân) đều phân chia. Cấu tạo tế bào đặc trưngbởi một thể màu ở ngoại biên dạng băng, dạng ống kín hay dạng bản cong trên có một hay nhiều hạch tạo bột. Thường tế bào có không bào trung tâm lớn. Phân bào diễn ra giống ở thực vật trên cạn là hình thành bản tế bào nhưng thiếu hạt vách (Floyd,1971) hoặc một số khác phân bào bởi rãnh và vắng mặt của bản tế bào (Pickett - Heaps, 1972E). Đặc điểm phân bào này có ý nghĩa lớn trong phân loại và chủng loại phát sinh.

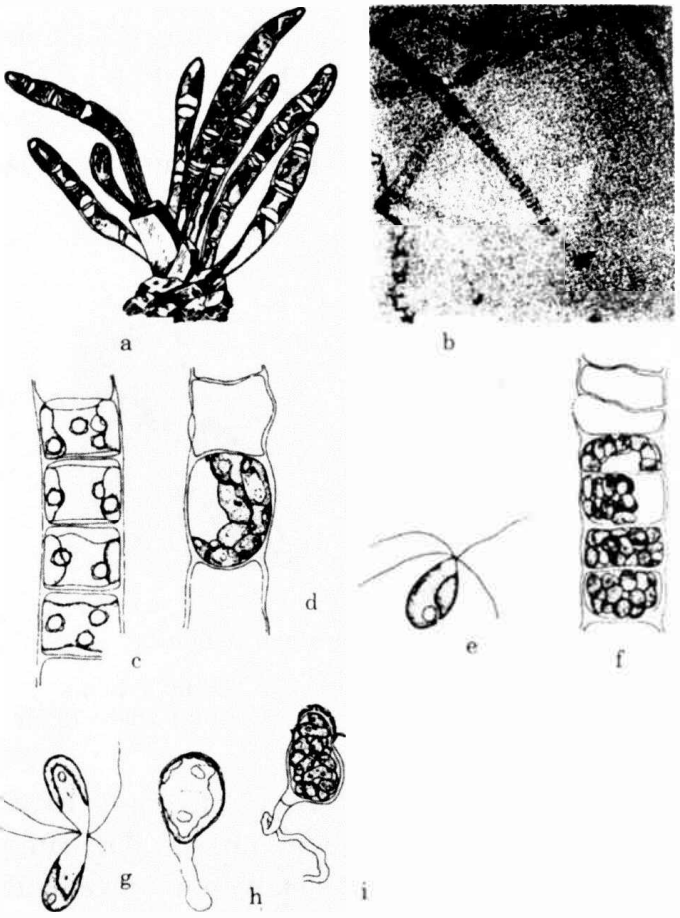
Sinh sản vô tính bằng phân đoạn sợi và hoặc hình thành động bào tử. Động bào tử có 2 hay 4 roi và điểm mắt, có màng cực mỏng hay trần. Trong điều kiện bất lợi, các tế bào sinh dưỡng có khả năng làm dày vách tế bào và trở thành như hậu bào tử. Sinh sản hữu tính ở hầu hết nhưng không phải tất cả, các kiểu đẳng giao, dị giao và noãn giao đều có gặp và giảm phân ở hợp tử. Cũng có hệ thống đã để cả nhóm tế bào có nhiều nhân hay thể sợi phân nhánh (*Chaetophora*) vào bộ này. Sau đây là khóa định loại cho ba họ.

1. Thể màu hình mạng, không có hạch tạo bột. Vách tế bào gồm hai mảnh hình chữ H gối lên nhau.....Microsporaceae

1. Thể màu hình trụ hay hơi cong, hình bản ở ngoại biên hay hình sao. Vách tế bào không gồm các mảnh hình chữ H.....2

2. Thể màu hình trụ hay bản cong. Sinh sản hữu tính nếu có là đẳng giao.....Ulothrichaceae

2. Thể màu hình sao. Sinh sản hữu tính noãn giao.....Cylindrocapsaceae



Hình 186: ***Ulothix***

(a) *U. zonata* (Weber and Mohr) Kutz. Một nhóm sợi non gắn trên đá.
(b) Sợi trưởng thành, chú ý tế bào gốc.
(c) Tế bài dinh dưỡng, chú ý thể màu ngoại biên.
(d) Động bào tử nang.
(e) Động bào tử.
(f) Giao tử nang.
(g) Đẳng giao tử.
(h) Hợp tử.
(i) Hợp tử nảy mầm.

(Từ Bold, 1978)

Sau đây là khóa định loại cho một số chi phổ biến.

1. Sợi luôn bám bởi tế bào gốc dạng kẹp.....2

1. Sợi phù phiêu tự do ở trưởng thành, đôi khi phân tán như các tế bào đơn độc hoặc các đoạn gắn.....3

2. Thể màu hình trụ nhìn giống băng.....*Ulothrix*

2. Thể màu hình sao.....*Cylindrocapsa*

3. Vách tế bào gồm hai mảnh hình chữ H.....*Microspora*

3. Vách liên tục, không chia thành hai mảnh.....4

4. Các sợi bao bởi bao chất nhầy rõ rệt.....5

4. Các sợi thiếu bao chất nhầy rõ.....6

5. Các tế bào hình trụ ngắn với các đầu tròn.....*Geminella*

5. Các tế bào hình cầu hoặc hình elip, trường hợp sau với trục ngang dài.....*Radiofilum*

6. Sợi thon dài.....*Klebsormidium*

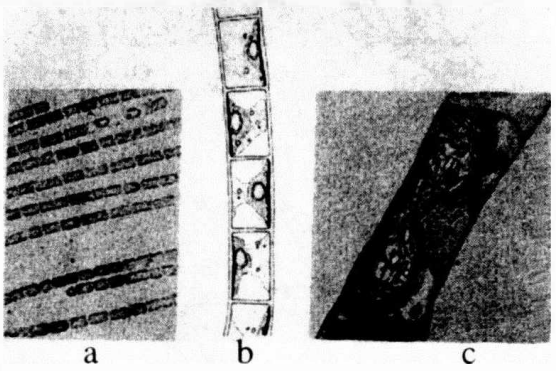
6. Các sợi ngắn, thường xảy ra tình trạng đơn bào.....*Stichococcus*

HỌ 1. ULOTRICHACEAE

Các thành viên của họ là sợi không phân nhánh hoặc các tế bào hình que có thể trong các đoạn ngắn. Sống bám hoặc phù phiêu trong nước ngọt, một số trong nước biển, một số sống trên đất. Sinh sản vô tính bằng phân đoạn, và hoặc hình thành động bào tử hai hay bốn roi hoặc bằng bất động bào tử. Sinh sản hữu tính là đẳng giao hoặc dị giao ở một số loài. Chu trình sống cũng có vài kiểu đã được báo cáo. Sau đây là 5 chi đại diện cho họ.

Chi Ulothrix Kuetz., các loài khác nhau của chi (H. 186) sống cả ở nước ngọt và nước mặn, bám nhờ tế bào gốc dạng kẹp. Sinh trưởng nhờ phân bào của tất cả các tế bào trong sợi trừ tế bào gốc bám. Thể màu biên có một tới vài hạch tạo bột.

Sinh sản vô tính do tế bào trong sợi hình thành một hay nhiều động bào tử bốn roi. Sau giai đoạn chuyển động chúng định cư nhờ gắn đầu có roi vào cơ chất rồi phân chia tạo một tế bào gốc dạng kẹp và tế bào sinh dưỡng phân chia tiếp tạo sợi.



Hình 187: ***Klebsormidium flaccidum***

(A. Br.) Silva; (a) Thể sợi, (b) Cấu trúc tế bào, (c) Thể màu với tinh bột va nhân ở bên (từ Bold - 1978)

Theo Kornmann và Perrot đã nghiên cứu chu trình sống của một số loài sống ở biển cho thấy *U. acrorhiza* Kornmann sinh sản vô tính chỉ hình thành động bào tử. Động bào tử giống *Carteria* có điểm mắt và không bào co bóp là đặc trưng của bộ Volvocales. Động bào tử của chúng có thể bỏ qua giai đoạn chuyển động và chức năng như bất động bào tử vách mỏng. Theo Lokhorst và Vroman (1974) thì chu trình sinh sản vô tính của những loài nước ngọt hoàn thành trong 8 giờ ở ngoài sáng và 16 giờ trong tối. Nếu ở trong sáng dài hơn thì nó chuyển thành hơi vàng và sản sinh đẳng giao tử hai roi (H. 186f, g). Hợp tử sau giai đoạn ánh sáng sản sinh các động bào tử bốn roi hoặc bất động bào tử khi nảy mầm (H. 186i). Theo nghiên cứu của Perrot (1972) thì *U. flaccida* (Dillw.) Thuret có giao thế thế hệ đồng hình, còn *U. pseudoflaccida* Wille có giao thế thế hệ dị hình, giao tử thể hình sợi còn bào tử thể giống *Codium*.

Chi Klebsormidium Silva, (H.187). Khác với *Ulothrix* chúng sống chủ yếu trên đất và không có tế bào bám dạng kẹp, các tế bào giống nhau. Thể màu ngoại biên, mỏng, cong, chiếm không quá một nửa chu vi tế bào và chỉ có một hạch tạo bột. Một số loài sợi chỉ gồm vài tế bào, thậm chí là tế bào đơn độc.

Sinh sản bằng phân đoạn sợi, một số loài tạo động bào tử hai roi nhưng không thường xuyên và bất động bào tử. Theo Cain và các cộng tác thì *K. flaccidum* nếu trong điều kiện ngày dài 8 giờ và đêm là 16 giờ thì động bào tử chuyển thành đẳng giao tử.

HỌ 2. MICROSPORACEAE

Chi Geminella Turpin, (H.188). Sợi bao quanh bởi bao hình ống liền và kéo dài. Các tế bào hình trụ với vách kết thúc tròn. Các tế bào không phải luôn dính với nhau liên tục. Mỗi tế bào chứa một bản thể màu với một hạch tạo bột.

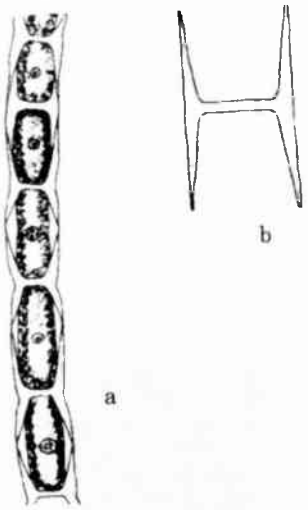
Sinh sản bằng phân đoạn, sự hình thành động bào tử không được xác nhận.

Đặc điểm của họ được thể hiện qua một chi duy nhất *Microspora* dưới đây.

Chi Microspora Thuret, (H.189) thường phân bố ở nước trung tính hay hơi axit hơn là nước có kiềm tính. Các sợi non phát triển từ động bào tử và bám bởi tế bào gốc dạng kẹp, lúc trưởng thành trôi nổi tự do. Vách tế bào gồm hai mảnh hình chữ H lồng vào nhau. Thể màu dạng mạng, không có hạch tạo bột.

Sinh sản bằng phân đoạn sợi, bằng động bào tử hai hoặc bốn roi, bất động bào tử và hậu bào tử cũng có gặp. Sinh sản hữu tính là đẳng giao.

Hình 188: **Thể sợi *Geminella* sp.**



Hình 189: ***Microspora loefgrenii* (Nordst.) Lagerh.**
(a) Một phần sợi, (b) Phần sợi hình chữ H (từ Bold, 1978, theo Hazen)

BỘ 7. CHAETOPHORALES

Tảo dạng sợi phân nhánh với các tế bào đơn hạch. Tản thường phân thành hai hệ thống sợi là hệ sợi bò và hệ sợi đứng mọc lên từ hệ sợi bò, gọi là dị sợi. Trong trường hợp phân nhánh nhiều của hệ sợi bò có thể tạo thành dạng như mô giả, trông giống cái đĩa. Cấu trúc tế bào giống *Ulothrix*. Cũng có tác giả để bộ này là một họ trong bộ Ulothricales Smith.

Sinh sản vô tính bằng phân đoạn sợi, bằng động bào tử hai hoặc bốn roi, cũng có loài hình thành bất động bào tử hay hậu bào tử khi bị khô hạn. Sinh sản hữu tính gặp cả đẳng giao, dị giao và noãn giao. Chu trình sống có cả không giao thế thế hệ đơn bội và không giao thế thế hệ lưỡng bội.

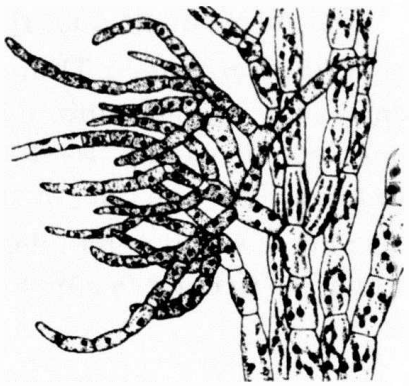
Ba họ của bộ phân biệt bởi khóa định loại sau:

1. Hệ sợi đứng hơi hoặc phát triển mạnh.....Chaetophoraceae
1. Hệ sợi bò nhỏ, hệ sợi đứng không có hoặc kém phát triển.....2
   2. Ít nhất một số tế bào kéo dài thành lông đơn bào.....Aphanochaetaceae
   2. Ít nhất một số tế bào có tế bào chất kéo dài thành u lồi.....Coleochaetaceae

HỌ 1. CHAETOPHORACEAE

Cấu tạo tản là dị sợi. Tùy loài mà hệ sợi bò và hệ sợi đứng cân bằng hoặc hệ sợi bò phát triển hơn hay hệ sợi đứng phát triển hơn.

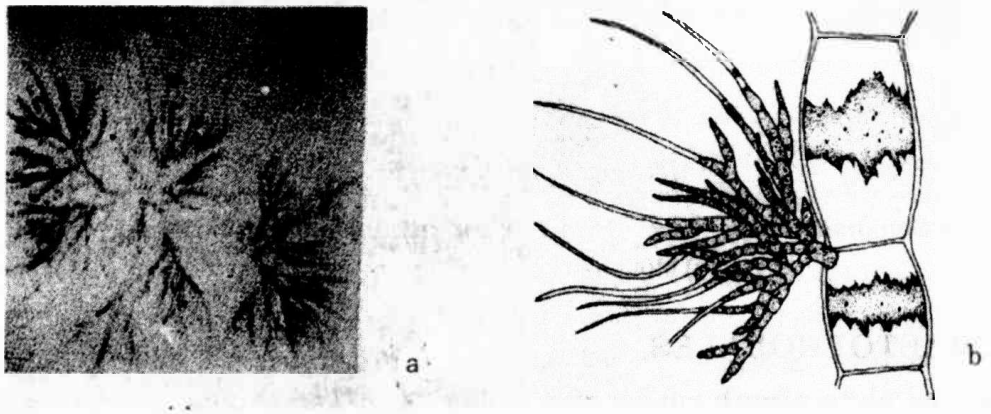
Chi Chaetophora Schrank, (H. 190). Tảo sống trong nước ngọt chảy hay đứng, thường tạo thành tập đoàn nhầy bám trên thực vật thủy sinh hay trên vật ẩn nhập dưới nước. Tản có thể bị can xi hóa, đặc biệt là hệ sợi bò.



Hình 190: ***Chaetophora incrassata*** **(Hudso). Hazen.**

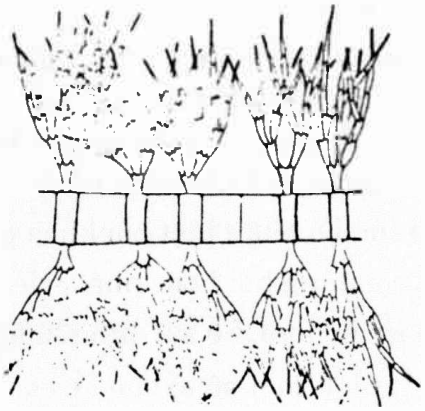
Sinh sản vô tính bằng động bào tử bốn roi và hậu bào tử. Sinh sản hữu tính bằng đẳng giao tử hai roi. Kiểu chu trình sống chưa rõ. ***Chi Draparnaldia*** Bory, (H.191). Tản gồm các trục chính là các tế bào to hơn rõ rệt. Thể màu của các tế bào trục chính hình trụ có lông ở rìa rất đẹp, chứa một hạch tạo bột. Các nhánh kết thúc là các lông đa bào.

Sinh sản vô tính bằng động bào tử bốn roi hình thành ở các tế bào của nhánh, trục chính không tham gia sinh sản. Sinh sản hữu tính là đẳng giao tử có bốn roi. Hợp tử vách dày khi nảy mầm giảm phân cho hai hay bốn sợi non.



Hình 191: (a) *Draparnaldia sp.* một phần tản;
(b) *D. glomerata* Ag. một phần trục chính với hệ nhánh bên (từ Bold, 1978)

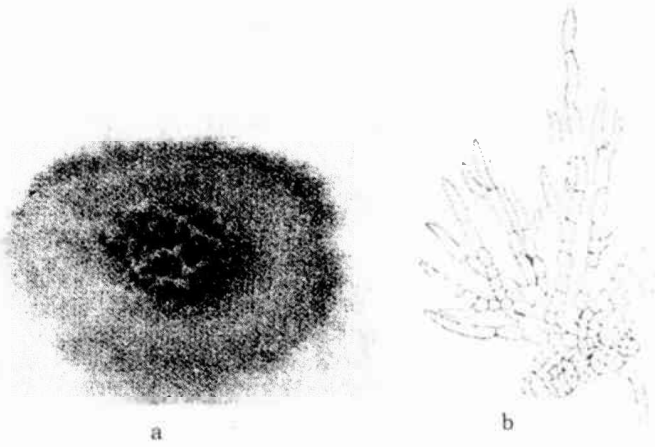
Chi Draparnaldiopsis Smith and Klyver, (H.192). Khác với *Draparnaldia* là trục chính gồm các tế bào dài ngắn xen kẽ nhau, các nhánh bên chỉ mọc ra từ các tế bào ngắn hơn. Theo Singh, chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình.



Hình 192: ***Draparnaldiopsis alpina*** **Smith. & Klyver.**
Các tế bào trục nhỏ hơn cho ra các nhánh vươn lên

Chi Fritschiella Lyengar, (H.193). Sống trên đất hoặc vỏ cây. Giống *Chlorosarcinopsis* là kết thúc bởi các nhánh một hàng tế bào, các tế bào rễ không màu. Trong sinh sản, bào tử thể sản sinh động bào tử bốn roi, giao tử thể sản sinh giao tử hai roi. Hợp tử phát triển thành tản mới, giảm phân xảy ra trong quá trình sản sinh động bào tử. Chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình.

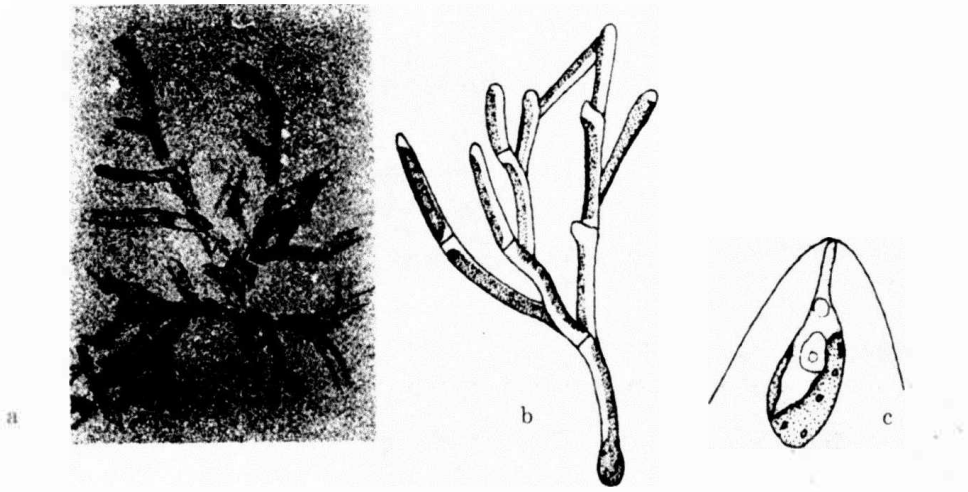
Chi Microthamnion Naegeli., (H194). Khác với các tảo *Chaetophora* khác là các sợi phân nhánh gắn vào cơ chất bởi các tế bào chân đơn độc. Các nhánh luôn hình thành ở đầu của các tế bào chân đó. Các bản thể màu ở biển không có hạch tạo bột. Động bào tử hai roi thường hình thành một đôi trong tế bào dinh dưỡng. Sinh sản hữu tính không được rõ. Sống trên đất và nước ngọt.



Hình 193: ***Fritschiella* sp.** (theo Singh - 1942)

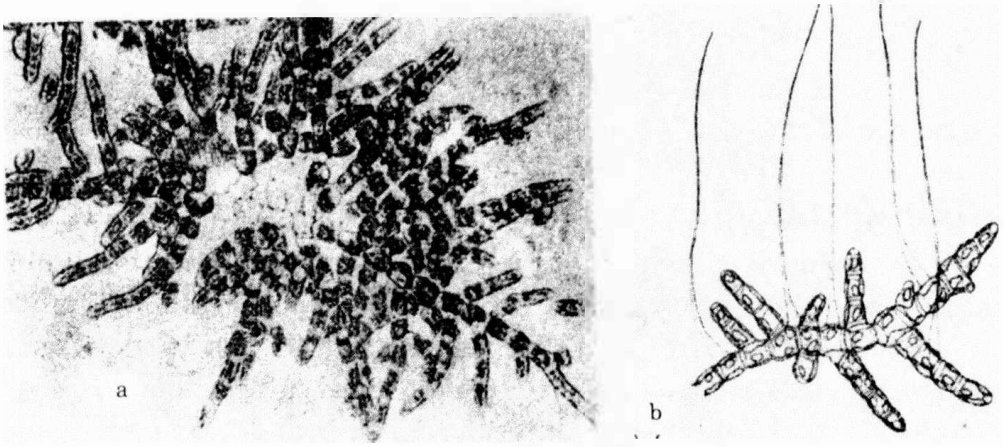
(a) Nuôi trồng trên môi trường agar, theo E. W. Ruf

(b) Vẽ sơ bộ tản với các nhánh vươn lên và hệ rễ



Hình 194: ***Microthamnion kuetzinggianum* Naeg.**

(a) Tản ngoài tự nhiên, (b) Tản với các thể màu không có hạch tạo bột, (c) Động bào tử (theo Tupa - 1974)



Hình 195: ***Aphanochaete*** (theo Tupa - 1974)

(a) *A. elegans* Tupa. Tản ngoài tự nhiên, ở trung tâm đã giải phóng động bào tử,

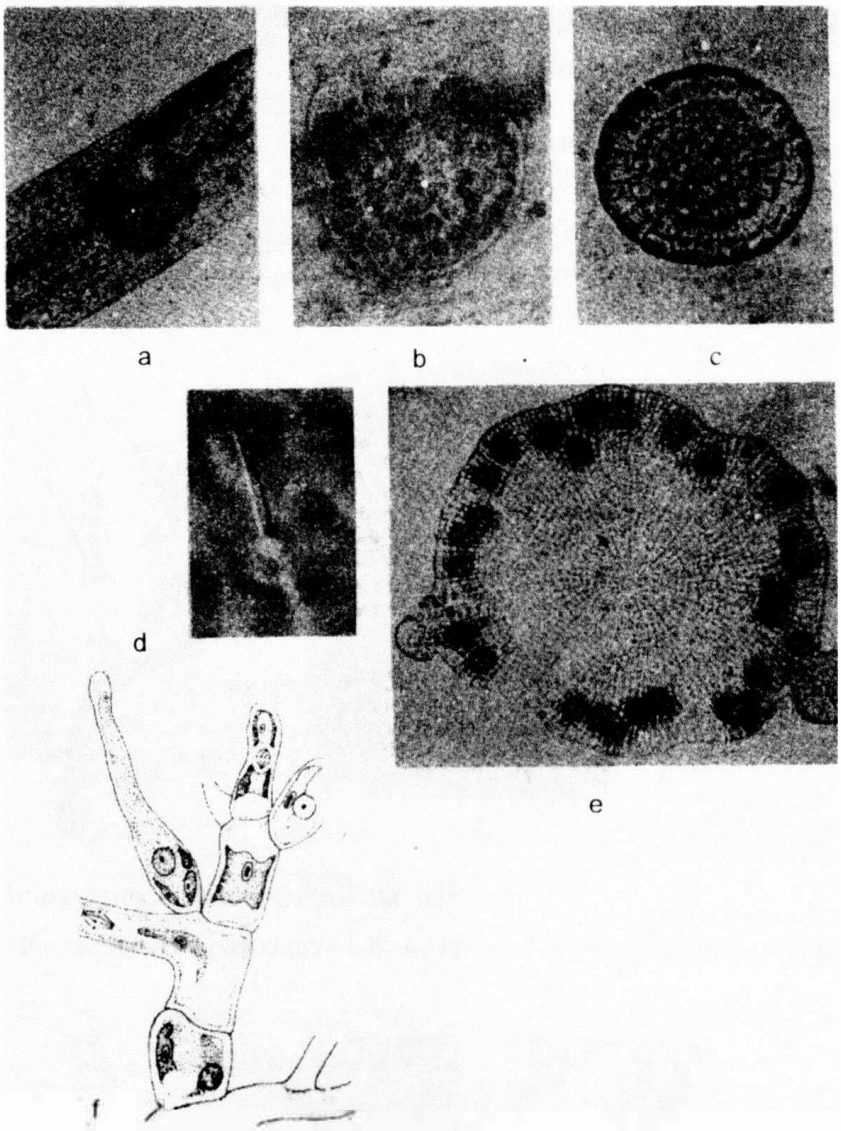
(b) *A. confervicota* var. Major Tupa. chú ý các lông

HỌ 2. APHANOCHAETACEAE

Chi Aphanochaete A. Braun, (H.195). Thường phân nhánh dầy, có thể tạo thành đĩa. Các tế bào dinh dưỡng có thể màu đính biên với các hạch tạo bột, các tế bào lông dễ rụng. Sinh sản bằng động bào tử bốn roi. Sinh sản hữu tính là dị giao, các giao tử có bốn roi.

HỌ 3. COLEOCHAETACEAE

Chi Coleochaeta Brébisson, (H.196) phân nhánh nhiều tạo đĩa. Sinh sản vô tính tạo động bào tử hai roi đơn độc trong tế bào dinh dưỡng, bất động bào tử cũng có hình thành. Sinh sản hữu tính là noãn giao.



Hình 196: ***Coleochaete***

(a)-(e) *Coleochaete scutata* Bréb.

(a), (b) Tản sống trên lá *Naias sp.*

(c) Tản trong nuôi cấy,

(d) Tập đoàn với các hợp tử màu đen và tế bào dinh dưỡng tái sinh ở hai chỗ,

(f) *C. pulvinata* A.Br. noãn khí với ống thụ tinh (trái) và hùng khí (phải)

(Theo Bold - 1978)

BỘ 8. OEDOGONIALES

Bộ có các đặc điểm hoàn toàn đặc trưng. Tản dạng sợi phân nhánh hoặc không. Thể màu hình mạng chứa các hạch tạo bột. Có một hoặc hai không bào trung tâm (H.197b). Hơn hết là kiểu phân bào dị thường ở chúng. Tất cả có sinh sản hữu tính noãn giao và có chu trình sống đơn bội. Cả động bào tử và tinh trùng có một vòng roi gần đỉnh có tới 120 chiếc. Cũng trong sinh sản hữu tính có đặc trưng sản sinh các thể giao tử đực lùn. Bộ có một họ.

HỌ OEDOGONIACEAE

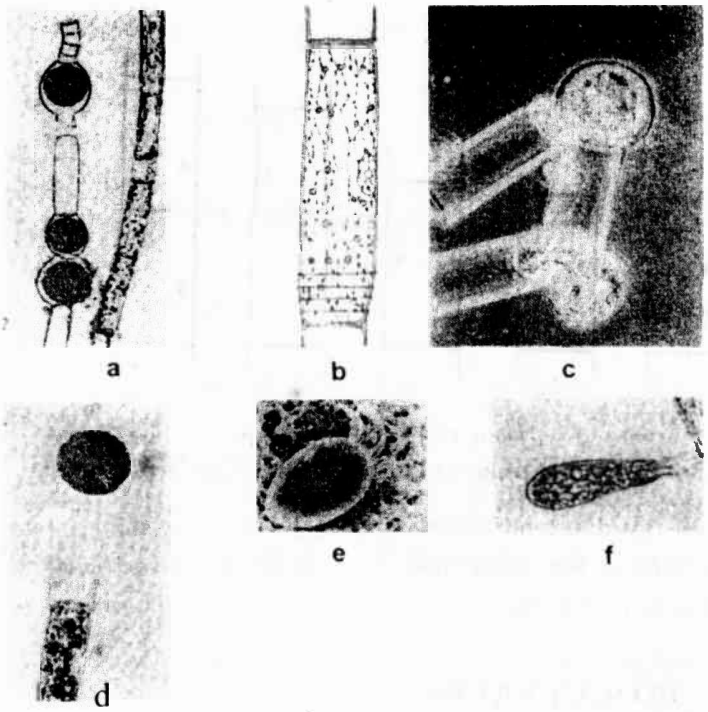
1. Các sợi không phân nhánh.....*Oedogonium*

1. Các sợi phân nhánh.....2

2. Một số tế bào dạng củ, là gốc của các lông.....*Bulbochaete*

2. Có các lông nhưng không có tế bào dạng củ.....*Oedocladium*

Chi Oedogonium Link, (H. 197) là chi lớn với vài trăm loài. Sống trong nước ngọt, bám trên mọi vật ẩn nhập dưới nước, đặc biệt là trên tảo khác và thân, lá thực vật bậc cao thủy sinh. Các sợi không phân nhánh thường bám nhờ tế bào gốc dạng kẹp, đầu của nó đơn giản hay có nhiều thùy (H.197f). Các tế bào hình trụ ngắn hay kéo dài, chứa một thể màu ngoại biên hình mạng với một số hạch tạo bột, có một không bào lớn ở trung tâm hay nhiều không bào. Sinh trưởng nhờ phân chia đặc biệt của một số tế bào mà vết tích để lại là sẹo hay vòng ở một đầu tế bào (H.197b). Sự phân chia tế bào do nguyên phân xảy ra trước, lúc này nhân nằm gần một đầu tế bào, ở đó vách dày lên giống một cái nhẫn (H. 198a). Sau nguyên phân, một bộ phận tế bào chất trải ngang qua không bào, giữa hai nhân con, mỗi nhân con này sẽ chuyển tới xích đạo của tế bào con mới khi vách tế bào chất đã hoàn tất. Lúc này lớp vách ngoài rách ra ở vùng lân cận với vùng dày lên giống nhẫn và nhẫn kéo dài thành hình trụ khi các thể nguyên sinh của hai tế bào con kéo dài. Vách ngang tế bào chất lắng đọng ở chính chỗ kết thúc sự kéo dài của nhẫn. Nhẫn mở rộng tạo thành vách ngoài của một tế bào con và đồng thời khi sự kéo dài của nhẫn ngừng thì lớp trong của vách ngưng đọng từ nguyên sinh chất nằm giữa lớp ngoài do nhẫn mở rộng tạo nên và tế bào chất cũng được hoàn tất. Sự phân chia lặp lại nhiều lần tạo nên các vết sẹo là các vòng xếp xít nhau ở một đầu tế bào.



Hình 197. ***Oedogonium*** (theo Smith và Pickett-Heaps - 1952)

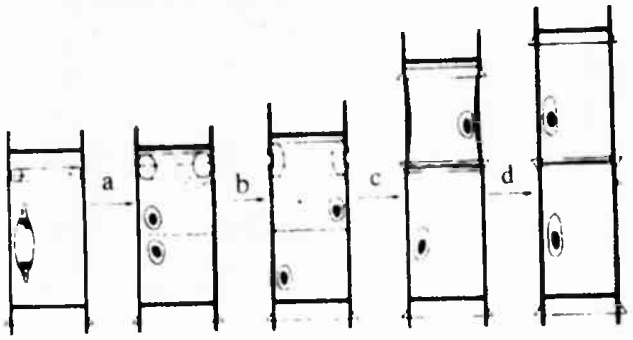
(a) *Oe. intermedium* Wittr. Sợi dinh dưỡng (phải) và sợi sinh sản hữu tính (trái) có 3 noãn khí và các hùng khí rỗng ở bên trên.
(b) *Oe. crassum* (Hass.) Wittr. Tế bào dinh dưỡng với nhân ở ngoại biên và các vòng vách tế bào,
(c), (d) *Oe. cardiacum*. Sự hình thành động bào tử và sự giải phóng chúng,
(e) Động bào tử với vòng roi,
(f) Sự nảy mầm của động bào tử với tế bào chân

Sinh sản vô tính bằng cả phân đoạn sợi và động bào tử. Động bào tử và tinh trùng có một vòng roi, điểm mắt và nhiều không bào co bóp. Noãn và tinh trùng hình thành riêng rẽ trong túi noãn và túi tinh. Túi noãn chứa một noãn hình thành do tế bào noãn ban đầu phân chia đôi, một thành cuống và một thành túi noãn chứa noãn. Các tế bào tạo túi tinh nhỏ, hình trụ ngắn, mỗi tế bào tạo hai hay bốn tinh trùng.

Chi Bulbochaete C. Agardh, (H. 199). Sợi bám trên các vật ẩn nhập dưới nước hay thực vật thủy sinh hoặc tảo khác. Sinh sản vô tính giống ở *Oedogonium* là hình

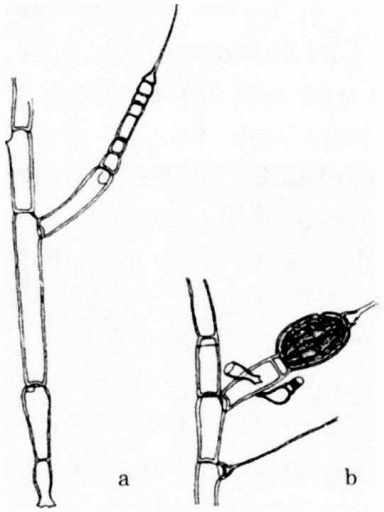
thành động bào tử đơn độc có 37-49 roi. Sinh sản hữu tính là noãn giao

Chi Oedocladium Stahl, (H.200). Có cả loài sống thủy sinh và sống trên cạn. Đầu các nhánh không kéo dài thành lông, các nhánh rễ rất mảnh, các tế bào dinh dưỡng hình trụ ngắn với thể màu ngoại biên với các hạch tạo bột. Sinh sản vô tính bằng cả bào tử màng dày và động bào tử nhiều roi. Sinh sản hữu tính là noãn giao.



Hình 198: ***Oedogonium***
Sơ đồ tóm tắt phân chia tế bào (theo Pickett - Heaps)

(a) Bắt đầu hình thành vòng vách, (b) Hoàn thành phân chia nhân và bản vách ngang tế bào, (c), (d) Xé rách vách tế bào cũ tạo hai tế bào và hình thành vòng ở đầu tế bào



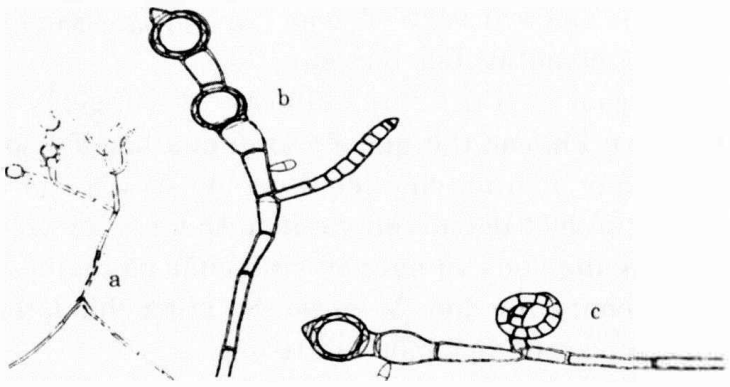
Hình 199: ***Bulbochaete bullardii***
Transeau and Tiffany.

(a) Sợi hình thành andrrospore,

(b) Sợi cái với các sợi đực bám trên nó, noãn khí chứa hợp tử (theo Bold - 1978)

BỘ 9. ULVALES

Bộ đặc trưng bởi các kiểu phân chia tế bào khác nhau trong sinh trưởng đã tạo nên các dạng tản khác nhau như dạng sợi hai hàng tế bào, dạng bản một lớp tế bào, dạng bản hai lớp tế bào, ống rỗng hoặc hình trụ đặc. Nhiều loài có tản bao gồm hệ thống đứng mọc ra từ hệ thống bò. Tất cả (trừ *Prasiola* có thể màu đính trụ hoặc hình sao, không có động bào tử) có cấu trúc tế bào giống *Ulothrix*, có thể màu dạng bản ở biên với các hạch tạo bột và đơn hạch.



Hình 200: ***Oedocladium***

(a, b) *Oe. carolinianum* Beaney and Hoffman.

(a) Tản mang noãn khí và các tản đực bám trên nó,

(b) Một phần của tản, noãn khí chứa hợp tử,

(c) *Oe. cirratum* Beaney and Hoffman.

(Theo Beaney và Hoffman - 1968)

Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai hoặc bốn roi. Sinh sản hữu tính bằng giao tử hai roi, có cả đẳng giao, dị giao và noãn giao. Chu trình có cả giao thế thế hệ đồng hình và dị hình, không có giao thế thế hệ lưỡng bội. Cũng có loài không có sinh sản hữu tính.

Bộ chủ yếu phân bố ở nước lợ và nước mặn, trong nước ngọt rất ít gặp (*Schizomeris, Trichosarcina*). Sau đây là khóa định loại cho 5 họ đà được thừa nhận rộng rãi.

1. Thể màu đính trụ hoặc hình sao.....Prasiolaceae
1. Thể màu dạng bản ở ngoại biên.....2
2. Dạng sợi có hai hàng hay nhiều hàng tế bào.....3
2. Dạng ống hoặc dạng bản.....4
3. Dạng sợi hai hàng tế bào.....Percuvsariaceae
3. Dạng sợi nhiều hàng tế bào.....Schizomeridaceae
4. Tản dạng bản hay ống, giao thế thế hệ đồng hình.....Ulvaceae
4. Tản dạng bản, bào tử thể là do hợp tử to ra.....Monostromataceae

Sau đây là khóa định loại cho các chi thường gặp:

1. Các thể màu đính trụ hoặc hình sao.....*Prasiola*
1. Các thể màu dạng bản đính bên.....2
2. Tản dạng sợi có hai hay nhiều hàng tế bào.....3
2. Tản dạng ống hoặc dạng bản.....5
3. Tản dạng sợi hai hàng tế bào.....*Percuvsaria*
3. Tản dạng sợi nhiều hàng tế bào, ít nhất ở một phần tản.....4
4. Các sợi tách thành các bọc dạng hạt.....*Trichosarcina*
4. Các sợi không tách rời.....*Schizomeris*
5. Tản dạng ống khi trưởng thành, đôi khi bóp lại.....*Enteromorpha*
5. Tản trưởng thành dạng bản.....5
6. Tản hai lớp.....*Ulva*
6. Tản một lớp.....7
7. Giao thế thế hệ dị hình, một số trường hợp hợp tử to lên, hiện chỉ tế bào lưỡng bội.....*Monostroma*
7. Giao thế thế hệ đồng hình.....*Ulvaria*

HỌ 1. PERCURSARIACEAE

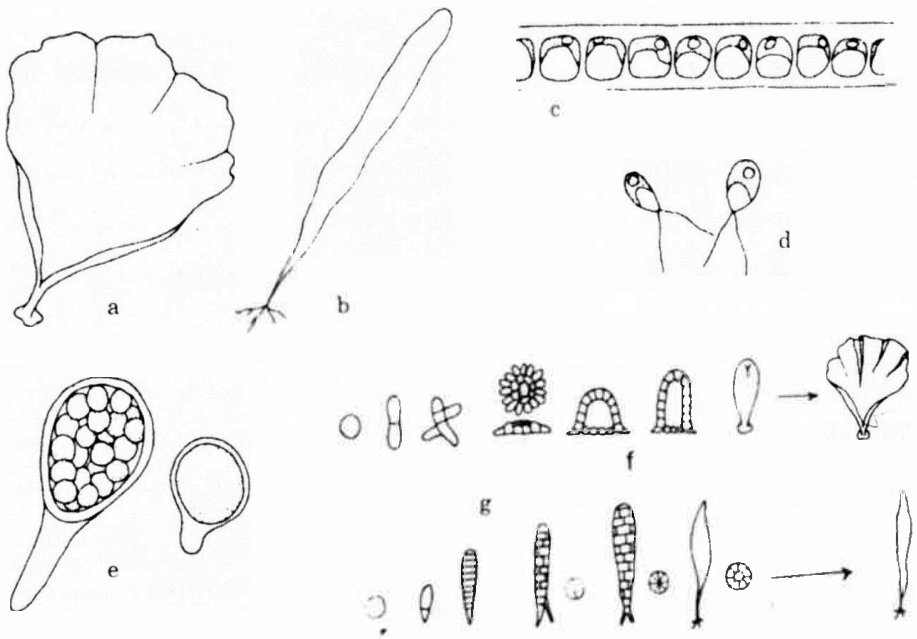
Họ này chỉ có một chi *Percursaria*.

HỌ 2. MONOSTROMATACEAE

Trước đây chỉ là một chi trong họ Ulvaceae nhưng nhờ phát hiện của nhiều nhà tảo học về sự khác biệt của nó với Ulvales (Bliding,1968 và Gayral, 1965) là hầu hết có chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình và còn thể hiện trong cấu trúc của hạch tạo bột nên nó được xếp thành một họ riêng biệt này.

Chi Monostroma Thuret, (H. 201). Cấu trúc tản đã được thể hiện qua tên của nó là bản chỉ gồm một lớp tế bào, có thể là nhiều bản hay nhiều túi gắn trên một gốc hình đĩa, không có dạng rễ. Kích thước tản có thể đạt 25cm. Nhiều loài có khả năng thích ứng trong độ muối dao động lớn, cũng có loài sống trong nước ngọt. Theo Tatewaki (1972) vài loài như *M. areticum* Wittrock và *M. undulatum* Wittei. chỉ có sinh sản vô tính; *M. grevillei* (Thuret.) Wittei. tản là giao tử thể, khác gốc và dị giao tử; *M. groenlandicum* cùng gốc và đẳng giao. Giao tử kết hợp rồi phình to giống *Codiolum*. Ở

nhiệt độ thấp (5-14°C) các hợp tử phình to hình thành các động bào tử 4 roi (*M. angicava* Kjell.) hoặc bất động bào tử (*M. groenlandicum*). Động bào tử hay bất động bào tử phát triển thành thể giao tử.



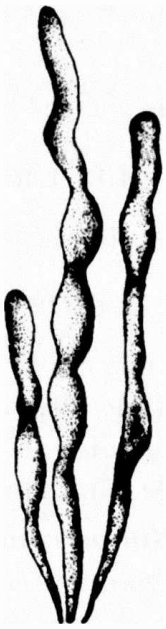
Hình 201: ***Monostroma***

(a) *M. angicava* Kjellm.; (b) *M. groenlandicum* J. Ag.; (c), (d) *M. grevillei* (Thuret) Wittr. [*(c) Lát cắt, (d) Các giao tử dị hình*]; (e) Hợp tử (thể bào tử), một hình thành động bào tử; (f) Ontogeny của *M. angicava*; (g) Ontogeny của *M. groenlandicum* (*Từ Bold, 1978, theo Tatewaki*)

HỌ 3. ULVACEAE

Tản là dạng bản hay ống, hầu hết sống ở nước lợ và nước mặn. Chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình. Một số chỉ có sinh sản vô tính. Sinh sản vô tính bằng động bào tử hai hay bốn roi. Tản bám trên cơ chất hay tảo lớn hơn hoặc thực vật bậc cao ngập mặn nhờ gốc dạng đĩa hay các sợi dạng rễ có khả năng tái sinh tản mới. Chúng thường sống ở vùng triều giữa nên thường bị phơi ra không khí khi triều xuống.

Chi Enteromorpha Link, (H.202). Tản dạng ống và có thể thắt lại ở nhiều chỗ khác nhau, nhiều địa phương gọi la rau bún; bám vào cơ chất bằng các sợi dạng rễ có nhiều nhân hoặc không. Động bào tử hay hợp tử bám vào cơ chất rồi phân chia tế bào theo một hướng, tạo nên lúc đầu là một sợi một hàng tế bào, sau rộng ra nhờ tăng số hàng và tạo nên bản hai lớp. Sau đó hai lớp của tản tách ra dọc theo các vách giáp nhau tạo thành ống.

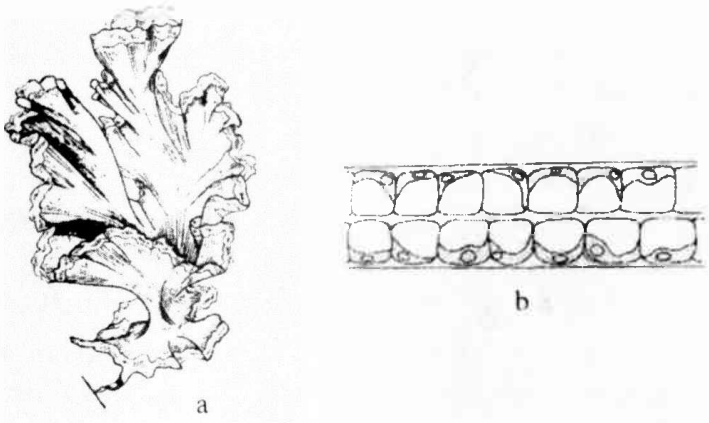


Hình 202:

Enteromorpha intestinalis **(L.) Grev.**

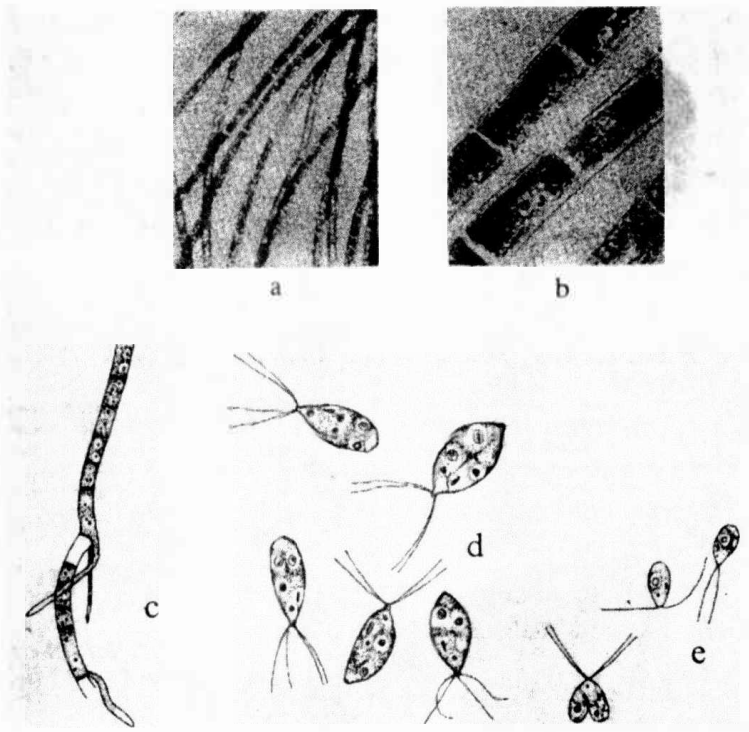
Tùy thuộc loài mà chu trình sống có thể là (1) giao thế thế hệ đồng hình với động bào tử 4 roi và giao tử hai roi, quá trình giảm phân xảy ra trong suốt quá trình hình thành động bào tử; hoặc (2) chỉ sinh sản vô tính bằng động bào tử 2 hay 4 roi.

Chi Ulva (L.) Thuret, (H. 203). Chi này thường có tên là rau diếp biển hay xà lách biển. Quá trình sinh trưởng giống *Enteromorpha* nhưng giai đoạn ống hình thành trong cá thể phát sinh nhưng sau quá trình tách hai lớp tế bào không thành công nên tản lúc trưởng thành là dạng bản hai lớp tế bào. Tản bám nhờ mấu rễ nhiều nhân. Hầu hết các loài giao thế thế hệ đồng hình với sinh sản vô tính bằng động bào tử 4 roi và sinh sản hữu tính là dị giao với giao tử hai roi. Vài loài chỉ có sinh sản vô tính bằng động bào tử hai roi và bốn roi.



*Hình 203: **Ulva lactuca** L.* (a) Tản, (b) **Lát cắt** (theo Thuret)

Chi Ulvaria Ruprecht. Tản có một lớp giống *Monostroma*. Các chức năng sinh sản có động bào tử, giao tử đơn tính và hợp tử. Phát triển giai đoạn sợi một hàng tiếp theo là nhiều hàng rồi bản hai lớp và ống và bọng. Chu trình sống ở một số loài (*Ulvaria obscusa* var. *blyttii* (Avesch.) Bliding, là giao thế thế hệ đồng hình, đơn tính và dị giao, tuy nhiên phát triển đơn tính của giao tử cũng có xảy ra. Theo Kapraun và Flynn, (1973) ở *Ulvaria oxysperma* (Kuetz.) Bliding lại chỉ có sinh sản vô tính bằng động bào tử 2 hay 4 roi.



*Hình 204: **Rhizoclonium*** (theo Bliding)

(a), (b) *R. hieroglyphicum* (Ag) Kuetz. (c) - (e) *R. kochianum* Kuetz.
(c) Phần sợi với nhánh rễ, (d) Động bào tử, (e) Giao tử

BỘ 10. CLADOPHORALES

Tất cả các thành viên với tế bào có hơn một nhân, số lượng dao động từ vài nhân (vài loài *Rhizoclonium*) tới nhiều nhân như ở *Cladophora*. Sự hình thành nhiều nhân là

do không tương xứng trong phân chia nguyên nhiễm nhân và phân chia tế bào. Các chức năng sinh sản như động bào tử, giao tử đơn tính và hợp tử định cư rồi phân chia nguyên nhiễm không có sự tương quan giữa phân chia nhân và phân chia tế bào tạo nên tế bào nhiều nhân. Động bào tử có 2 hay 4 roi, giao tử 2 roi. Chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình.

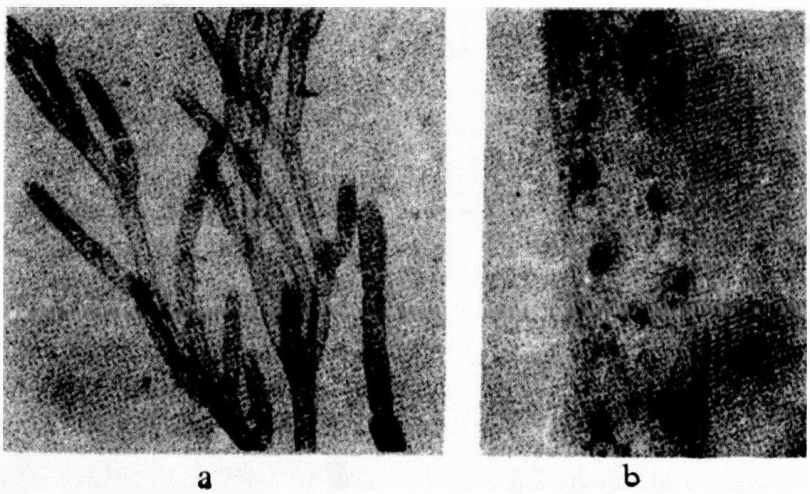
HỌ 1. CLADOPHORACEAE

Tản phân nhánh hoặc không. Sinh sản hữu tính nếu có là đẳng giao. Chu trình sống có giao thế thế hệ đồng hình.

Chi Rhizoclonium Kuetz., (H.204). Các loài có thể gặp ở nước ngọt, nước lợ và nước mặn. Các sợi có thể bám nhờ tế bào gốc dạng kẹp hoặc không. Nhiều loài có hình thái giống *Oedogonium* không sinh sản, chỉ khác là không có các vòng ở một số tế bào. Tế bào thường có chiều dài dài hơn chiều rộng từ vài tới nhiều lần. Thể màu dạng mạng ở ngoại biên với các hạch tạo bột và nhiều hơn một nhân.

Sợi không phân nhánh với một hay vài tế bào rễ phân nhánh. Các loài nước ngọt sinh sản bằng phân đoạn và động bào tử hai roi nhưng hiếm. Hai loài sống ở biển (*R. Kochianum* và *R. rivarium* (Rots.) Harvey.) chu trình sống là giao thế thế hệ đồng hình có động bào tử 4 roi và giao tử 2 roi (Bliding, 1957). Nhiều khi nó khó phân biệt với *Chaetomorpha* và các loài ít phân nhánh của *Cladophora*.

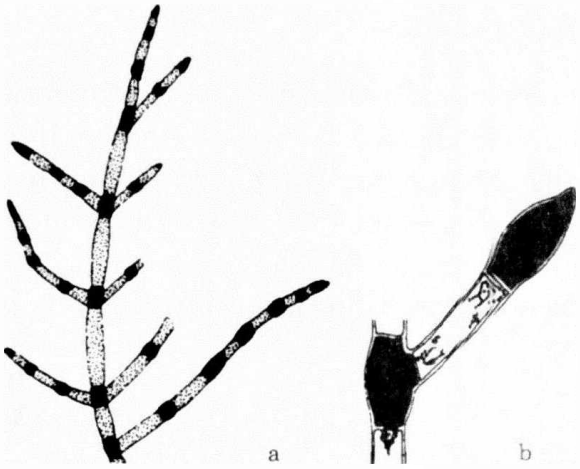
Chi Cladophora Kuetz., (H.205). Hầu hết các loài bám nhờ tế bào gốc. Sinh trưởng bằng tế bào đỉnh riêng biệt hay tế bào lóng riêng biệt hay bằng cả hai cách là tùy thuộc loài. Vách tế bào có xenluloza, nhưng theo Hanic và Craigie (1969) thì lớp biểu bì chứa tới 70% protein. Sự phân chia tế bào không phụ thuộc sự phân chia nhân, vách ngang hình thành do nếp nhăn hình khuyên rồi lắng đọng nguyên liệu vách trong vách nhăn đó. Tế bào có nhiều nhân ở dưới thể màu hình mạng có nhiều hạch tạo bột.



Hình 205: ***Cladophora*** **sp.** *(theo Bold - 1978)*
(a) Phần tản, (b) Cấu trúc tế bào trong có nhiều nhân.

Nhiều loài ở biển có giao thế thế hệ đồng hình, giao tử thể đơn tính và là đẳng giao. Động bào tử 4 roi xuất hiện sau giảm phân, phát triển thành thể giao tử đơn bội ở loài có giao thế thế hệ. Một số loài chỉ có sinh sản vô tính bằng động bào tử 2 hoặc 4 roi. Một số loài sinh sản vô tính bằng bất động bào tử, một số loài có khả năng hình thành hậu bào tử hay bộ phận rễ có khả năng tái sinh.

Chi Pithophora Wittrock. (H.206) phân bố chỉ ở nước ngọt. Tổ chức tế bào giống *Cladophora*, nhiều nhân, thể màu ngoại biên với các hạch tạo bột. Sinh sản không bằng bất động bào tử mà bằng hậu bào tử ở đầu nhánh và xen trong sợi.

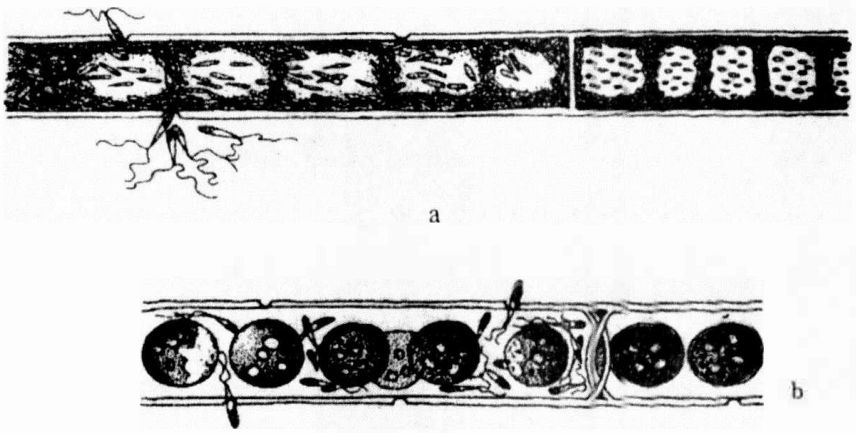


Hình 206: **(a) *Pithophora oedogoniana*** (Mont.) Wittr.
(b) *P. kewensis* Wittr.,hai bào xác (theo Smith)

HỌ 2. SPHAEROPLEACEAE

Họ có một chi *Sphaeroplea*.

Chi Sphaeroplea C. Agardh, (H. 207). Chi có 4 loài, các loài có đặc trưng là chiều dài gấp 15-60 lần chiều rộng, vách cực mỏng do không có các sợi keo, chứa nhiều nhân, nhiều không bào lớn. Thể màu có nhiều hạch tạo bột. Sợi không có tế bào bám hình kẹp. Tảo sống ở nước ngọt và hiếm gặp.



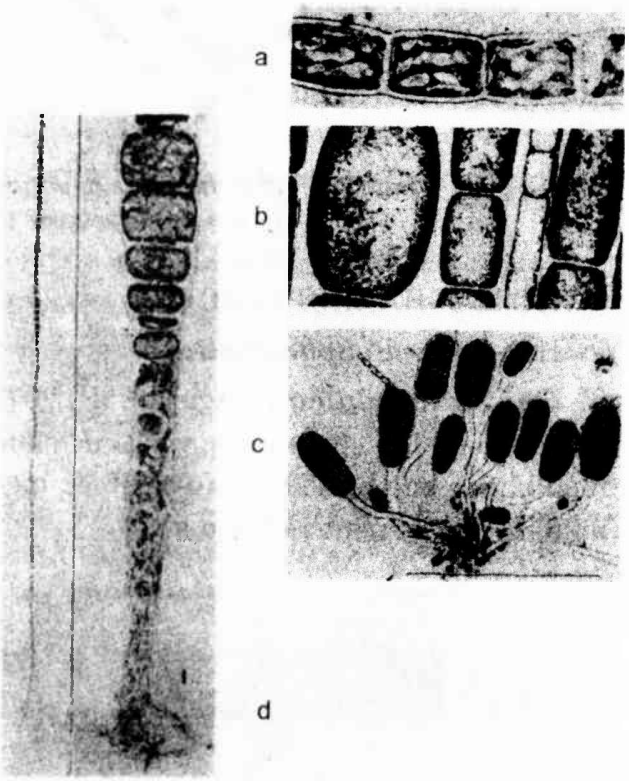
Hình 207: ***Sphaeroplea annulina*** (theo Cohn và Klebahn)

(a) Sợi đực với tinh trùng, (b) Sợi cái với tinh trùng bao quanh trứng

Sinh sản vô tính chỉ bằng phân đoạn. Sinh sản hữu tính dị giao hoặc noãn giao. Sự tạo giao tử nhất thiết trải qua sự tăng số lượng nhân, sau đó là phân chia tế bào chất tạo ra rất nhiều giao tử đực hai roi hay các giao tử cái lớn hơn hoặc các noãn, vách tế bào mẹ trở thành vách túi giao tử hay vách túi noãn. Tùy loài mà thụ tinh là ngoài hay trong túi giao tử cái. Sau giai đoạn nghỉ hợp tử nảy mầm hình thành 4 động bào tử, chúng định cư rồi phát triển thành các tế bào nhọn hai đầu nhưng không hình thành tế bào bám dạng kẹp. Chu trình sống kiểu H, h (không có giao thế thế hệ, toàn bộ là lưỡng bội trừ giao tử).

BỘ 11. ACROSIPHONIALES

Bộ có một họ Acrosiphoniaceae. Bộ khác biệt với Cladophorales là có các thể màu đơn độc đục lỗ và phần lớn chu trình sống là giao thế thế hệ dị hình. Trong đó các thể giao tử đơn bội xen kẽ với thể bào tử là đơn bào giống cái túi. Theo Kornmansa thì giao tử nang có nắp là đặc trưng của bộ, nhưng theo Jonson thì tổ chức của thể màu và giao thế thế hệ dị hình là đặc trưng của bộ. Ba chi *Urospora* (H.208), *Spongomorpha* và *Acrosiphonia* là đại diện của bộ nhưng phân bố chủ yếu ở biển lạnh.



Hình 208: ***Urospora***

(a), (b) *U. vancouveriana* (Tilden) Set. and Gard.

(a) Nửa dưới của sợi làm khô,

(b) Phần gốc của sợi;

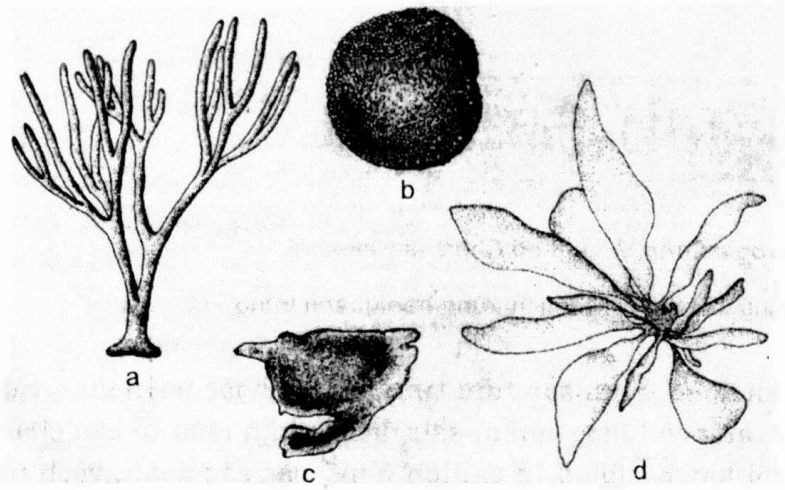
(c), (d) *U. wormskioldii* (Mertens) Rosenvinge,

(c) Tổ chức tế bào,

(d) Tế bào ở các giai đoạn khác nhau,

(e) Giai đoạn codiolum

(Theo Bold - 1978)



Hình 209: ***Codium***

(a) *C. fragile* (Suring) Har.
(b) *C. mamillosum* Harv.
(c) *C. setchellii* Gardner,
(d) *C. latum* Suring.

(Theo Bold. 1978)

BỘ 12. CAULERPALES

Bộ này cùng các bộ Acrosiphoniales, Cladophorales, Siphonocladales, Dasycladales là các bộ của ngành Tảo lục mà tản có cấu trúc ống hoặc tế bào có nhiều nhân. Kiểu cấu trúc này là tản có dạng ống, không có vách ngăn ngang, ngoại trừ chỗ ranh giới với cơ

quan sinh sản hoặc có vách ngăn ngang nhưng tế bào có nhiều nhân. Cấu trúc ống có thể là hệ thống đơn trục như ở *Derbesia* và *Bryopsis* hay là hệ thống nhiều trục như ở *Codium* và *Halimeda*. Bộ này khác với các bộ có cấu trúc tản kiểu ống khác về kiểu phân chia tế bào độc đáo gọi là "phân chia tế bào phân ly". Nhiều tác giả đã nâng nhiều họ của bộ này thành các bộ riêng. Trong phạm vi chuyên đề chúng tôi đồng ý với quan điểm chia bộ này thành 7 họ tách biệt bởi các đặc điểm trong khóa định loại dưới đây:

1. Cấu trúc một trục (một ống).....2
1. Cấu trúc nhiều trục (nhiều ống hợp nhất trong tản to hơn).....6
2. Sống trong thực vật hay động vật.....Phyllosiphonaceae
2. Sống tự do.....3
3. Tản phân tách thành phần bò mang các rễ và các phần đứng thẳng. Vách tế bào mang u bên trong kéo dài thành thớ cơ.....Caulerpaceae
3. Tản không qúa khác biệt, thớ cơ không có.....4
4. Sinh sản hữu tính noãn giao, sống ở nước ngọt.....Dichotomosiphonaceae
4. Sinh sản hữu tính dị giao, sống ở biển.....5
5. Xen kẽ các pha dị hình đặc thù liên quan tới phân nhánh. Giai đoạn vô tính hình ống và giai đoạn hữu tính dạng túi.....Derbesiaceae
5. Xen kẽ các pha hoặc thiếu hoặc trong một số cá biệt một giai đoạn tản dạng sợi, phân nhánh và giai đoạn hữu tính dạng ống.....Bryopsidaceae
6. Sản sinh các thành phần cấu trúc sinh sản đặc biệt với các ống tuôn ra định trước; hai kiểu lạp thể (thể màu và vô sắc lạp).....Udoteaceae
6. Sản sinh cấu trúc sinh sản đơn giản; một kiểu lạp thể là thể màu....Codiaceae

Ngoài ra bộ này còn có các xanthophyl đặc biệt như siphonein và siphonaxanthin, hai sắc tố này chỉ có ở bộ Caulerpales, mặc dù nó không phải có ở tất cả các thành viên. Vách tế bào có thể là bao gồm mannan (dịch) như ở *Codium* và *Derberia* hoặc xylan (chất gỗ) như ở *Caulerpa, Udotea* và *Halimeda*. Động bào tử không có rộng rãi, trừ *Derberia* và một số *Bryopsis*.

HỌ 1. CODIACEAE

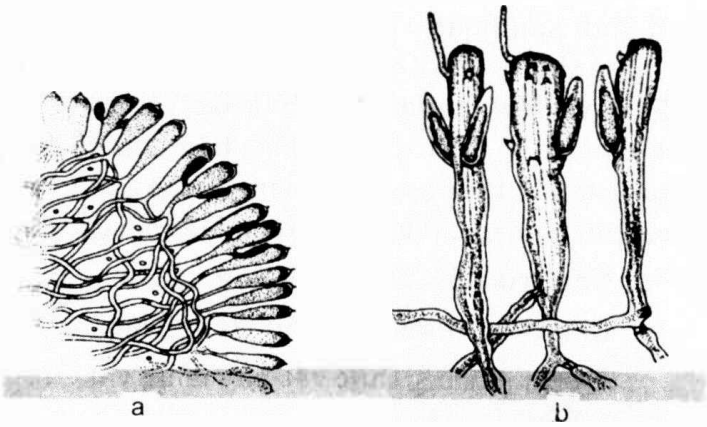
Cấu trúc đơn giản của túi giao tử và chỉ có một kiểu thể màu là đặc điểm của bộ phân biệt với Udoteaceae. Cấu trúc đa trục của nó đã tách nó khỏi *Bryopsidaceae*. Kích thước tản lớn do các ống dệt lại với nhau thành hệ đa trục. Tản bám nhờ đám rễ. Túi giao tử có hình dạng xác định và sản sinh dị giao tử.

Chi Codium Stackhouse, (H.209, 210). Chi có khoảng 80 loài, phổ biến ở biển. Cấu trúc tản cực kỳ đa dạng, từ dạng vỏ trai tới hình cầu rỗng với hệ mọc đứng có thể là có trục hình trụ phân nhánh hoặc bản phẳng không phân nhánh. Các ống dệt lại với nhau tạo ra vùng tủy thẳng đứng không màu và một vùng vỏ quang hợp tạo nên do các ống đan với nhau đều có đỉnh nằm ở lớp mặt, các đỉnh ống này mở rộng thành túi nhỏ, các túi xếp dày đặc tạo nên lớp bề mặt giống hàng rào chắn song. Hình dạng túi là đặc điểm định loại loài quan trọng. Từ các bên của các túi hình thành các cơ quan sinh sản gọi là các túi giao tử. Thể màu nhỏ hình đĩa, không có hạch tạo bột.

Sinh sản hữu tính là dị giao tử hai roi. Sự phát triển mạnh của *C. fragile* subsp. *tomentooides* (Vangoor) Silva ở Atlantic đã gây ra như là một nạn dịch cản trở hoạt động của con người và chiếm chỗ của bọn hai mảnh vỏ.

HỌ 2. UDOTEACEAE

Họ bao gồm một số chi lớn nhiệt đới và á nhiệt đới, nhiều trong chúng có khả năng lắng đọng cácbônát canxi trong tản. Cấu trúc nhiều tản chứng tỏ mối liên hệ gần với Codiaceae. Đặc trưng của chúng thể hiện qua cấu trúc sinh sản và các hạt lạ trong tế bào chất. Có hai kiểu lạp thể tồn tại và các hạt tinh bột không màu. Vài chi sống trong bể nuôi cá biển. Các chi của họ được phân biệt trong khóa định loại dưới đây:

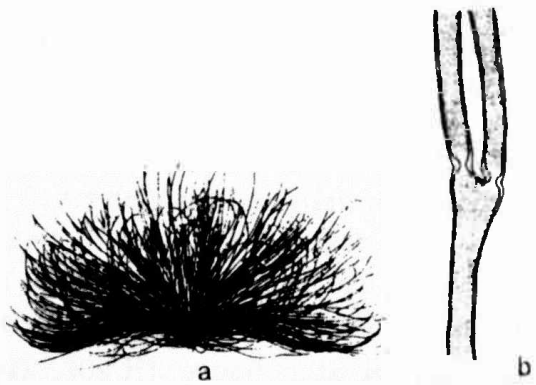


Hình 210: ***Codium***

(a) *C. fragile* (Suring.) Har., lát cắt ngang một nhánh tản,
(b) *C. prostratum* Levr., đầu nhánh mang giao tử nang và lông

1. Tản hóa vôi, gồm các sợi ống hợp nhất thành khối, cấu trúc rắn chắc.....2
1. Tản không hóa vôi, các sợi nhánh liên hệ lỏng lẻo, không hợp nhất..... .....*Chlorodesmis*
   2. Trục phân thành các đốt, trải ra hoặc hình trụ tách thành các vùng mềm dẻo và ngắn..... .....*Halimeda*
   2. Trục thiếu cấu trúc phân đốt..... 3
3. Tản gồm một thân hình trụ do các sợi hợp nhất, kết thúc bởi một búi của các sợi không hợp nhất.....*Penicillus*
3. Tản gồm một thân rồi phân chia mở rộng từ từ thành một bản dạng quạt hoặc dạng phiến hình phễu.....*Udotea*

Chi Chlorodesmis Harvey et Bailey, (H. 211). Tản dạng ống phân nhánh đôi, phần trước phân nhánh to ra, phần giữa nhánh cũ và nhánh mới nguyên sinh chất thắt lại do vách tế bào dầy lên. Theo tài liệu nước ngoài chi này phân bố ở rạn san hô ngoài biển. Trong một đợt điều tra ở khu bảo tồn Hữu Liên, Hữu Lũng (Lạng Sơn) chúng tôi đã phát hiện có chi này sống ở suối. Sinh sản có hình thành các phần tử hai roi, đổ vào ống trung tâm chung và tuôn ra ngoài qua lỗ ở đỉnh.



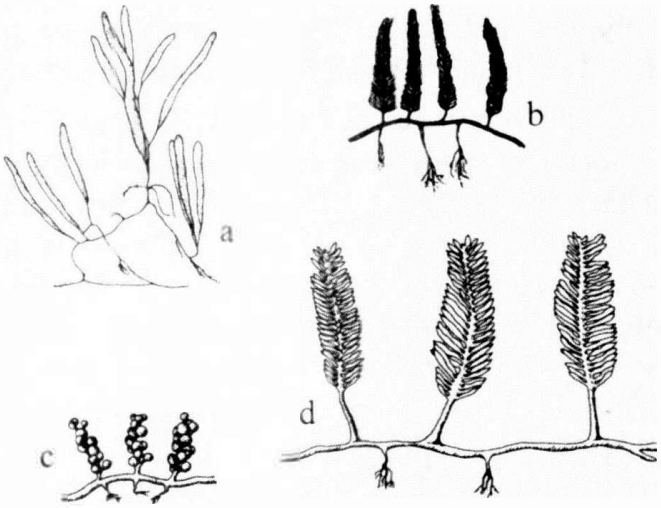
Hình 211: ***Chlorodesmis*** *(theo Ducker)*

(a) Một đám *C. comosa* Harv. and Bailey.
(b) *C. hildebrandtii* A. and E.S. Gepp, một đoạn tản

HỌ 3. CAULERPACEAE

Tản cấu trúc kiểu đơn trục, có một chi lớn *Caulerpa*. Sự khác biệt căn bản của họ là sự có dải cơ. Sự phân nhánh bên trong, ngang qua khoang trung tâm hoặc hệ hốc nhỏ

của cộng bào cùng sự tăng trưởng ở phía trong của vách đã tạo độ cứng cho chống đỡ cơ học của tản. Họ này giống Udoteaceae là hiện có hai kiểu lạp thể, thể màu và lạp bột.



Hình 212: **Caulerpa** (Theo Bold - 1978)

(a) *C. prolifera* (Forssk.) Lamour.
(b) *C.sertularioides* (Gmelin) Howwe.
(c) *C. racemosa* (Forssk.) J. Ag.
(d) *C. floridana* Taylor.

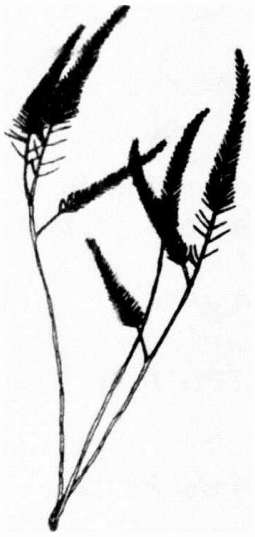
Chi Caulerpa Lamouroux, (H. 213). Tản có cấu trúc gồm hai phần, phần một giống rễ nằm ngang, trên phần nằm ngang theo chu kỳ sinh trưởng ra ngoài tạo thành các sợi rễ nằm cách nhau để bám vào cơ chất; phần hai là phần quang hợp đứng thẳng. Phần đứng thẳng có sai khác rất đa dạng, do vậy tạo nên số lượng lớn loài và dưới loài. Dựa trên một số nội bào quan và tính ưu việt của phân nhánh bên có thể suy đoán các loài phân nhánh hai bên là tiến hóa hơn các loài phân nhánh phóng xạ. Tản của *Caulerpa* có thể đạt tới chiều dài 1m.

Sinh sản hữu tính biết ở một số loài. Túi giao tử nang xuất hiện do một phần tế bào chất phân tách ra và sản sinh giao tử, rồi trên vách có các nhú hẹp nhô ra (dài khoảng 2mm). Chu trình sống kiểu H, d (không có giao thế thế hệ, lưỡng bội chỉ có ở hợp tử).

Theo Doty và Agmilar-Santos (1970) các loài của chi có sản sinh độc tố Caulerpicin. Khi nghiên cứu các mẫu lấy ở Hawai và Philippin cho thấy chất độc của chúng đã đi vào chuỗi thức ăn biển. Ví dụ như một số loài được dùng làm salát ở một số vùng của Thái Bình Dương đã gây hại cho sức khỏe con người là rõ ràng.

HỌ 4. BRYOPSIDACEAE

Tản cấu trúc đơn trục với các nhánh hai bên hoặc phóng xạ từ trục chính, thiếu thớ cơ. Cấu trúc tế bào giống Codiaceae, chỉ có một kiểu thể màu, một hạch tạo bột và chồng chất tinh bột. Khác với Codiaceae là các sợi không đan vào nhau. Theo Nguyễn Văn Tiến (2002) ở Việt Nam có 74 loài.



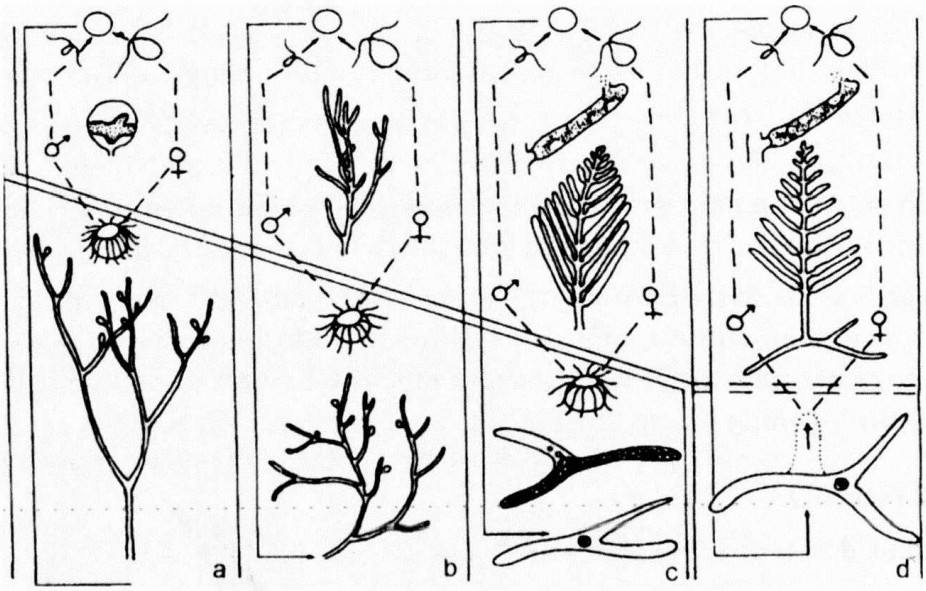
Hình 213: ***Bryopsis maxima*** **Okam.**
Một phần tản với sắp xếp lông chim

Chi Bryopsis Lamouroux, (H. 213). Tản có các nhánh bên trông giống như các lá xếp hình lược, khá đẹp. Loài sống ở biển Nhật Bản đạt kích thước lớn nhất là 40cm, còn hầu hết ngắn hơn 10cm. Khả năng đặc trưng của chúng là tự chữa lành vết thương, khả năng này có lẽ là để bù cho bản chất mảnh mai của tản cộng bào gồm các ống. Nếu các ống cộng bào

bị châm thủng thì lập tức protein trong cộng bào chất được huy động tới để lôi kéo vào hình thành một nút bịt chỗ thủng để ngăn chặn sự mất cộng bào chất.

Nghiên cứu của Rietema (1970) trên *B. plumosa* (Hudson) C.Ag. đã phát hiện ra hai kiểu chu trình sống của chúng. Kiểu một là các tản đơn tính hình thành các dị giao tử. Sau kết hợp tạo hợp tử, hợp tử nảy mầm thẳng thành tản lớn để rồi lại sản sinh giao tử. Kiểu hai là hợp tử nảy mầm cho ra sợi bò phôi thai, nội chất của sợi bò này chia ra tạo động bào tử có vành lông mao, sau giai đoạn chuyển động chúng định cư phát triển thành thể giao tử với tỷ lệ xấp xỉ cái đực ngang nhau. Sự giảm phân có lẽ xảy ra trước lúc hình thành giao tử và động bào tử. Chu trình sống của chúng theo kiểu một hay kiểu hai hoặc có cả hai kiểu là tùy thuộc vào vị trí nó sống, do vậy có thể điều tiết bởi nhiệt độ.

Sự khác biệt của *Bryopsis* với *Derbesia* thể hiện ở *Derberia* trong giai đoạn giao tử thể có xylan và xenluoza trong vách, nhưng giai đoạn bào tử thể lại không có còn vách của *Bryopsis* là chắc chắn có xenluoza. Vanden Hock và các cộng sự (1972) đã trình bày lược đồ về mối liên quan qua lại của *Bryopsis* và *Halycystis* (ở giao tử thể) và *Derberia* (ở bào tử thể) (H. 214).



Hình 214: **So sánh chu trình sống của *Bryopsis* và *Derberia*** (theo Bold - 1978)

(a) *Derbesia marina* (lyngb.) Sol. là thể bào tử và *Halicystis ovalis* (lyngb.) Aresch. là thể giao tử.
(b) *Derbesia neglecta* Berth. là thể bào tử và *Bryopsis halymeniae* Berth. là thể giao tử.
(c) *Bryopsis plumosa* (Huds.) C. Ag. và *B. hypnoides* Lamour., trong đó pha bò sản sinh động bào tử.
(d) *B. plumosa* (Huds.) C. Ag. và *B. hypnoides Lamour.*,

BỘ 13. SIPHONOCLADALES

Đặc điểm đặc trưng của bộ tảo dành riêng cho biển nhiệt đới này là kiểu phân chia tế bào, gọi là sự phân chia tế bào phân ly. Kiểu phân chia này thực hiện bởi phân cắt nguyên sinh chất thành vài tới nhiều phần kích thước khác nhau, mỗi phần được làm tròn và có màng bao quanh. Các phần này lớn lên cho tới khi tiếp xúc với các phần kế cận. Sự lớn lên của các phần mới có thể là nội sinh hoặc ngoại sinh. Trong kiểu nội sinh như ở *Dictyosphaeria* Decaisne thì những phần mới là những chỗ lồi lên bên trong bọng cha mẹ, nó ép các phần khác và hình thành một mô mềm giả. Trong kiểu ngoại sinh

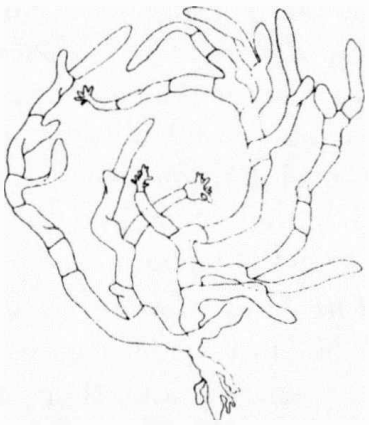
như ở *Siphonocladus* Schmitz thì những phần mới lòi ra ngoài từ các bọng cha mẹ, với vách bố mẹ hợp nhất vào chồi bên (H.217).

Các thể màu hình cầu sắp xếp trong một mạng, không có hạch tạo bột. Không có cấu trúc cơ quan sinh sản đặc biệt. Sinh sản của bộ còn nhiều tranh cãi. Bộ có ba họ sau:

HỌ 1. SIPHONOCLADACEAE

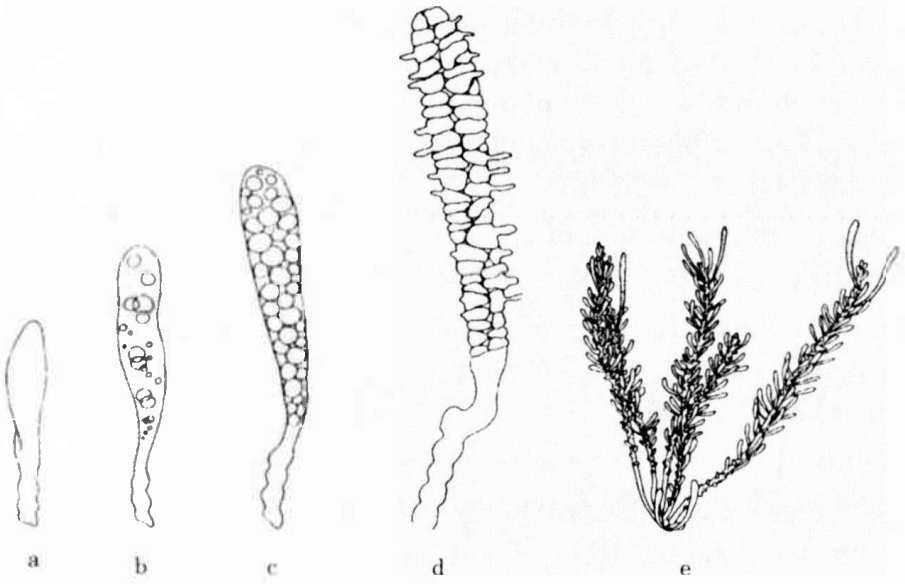
Tản có tổ chức lỏng lẻo, phân nhánh và thiếu các tế bào hình thấu kính như ở họ Valoniaceae. Phân chia tế bào kiểu phân ly ngoại sinh và tạo cành.

Chi Cladophoropsis Borgesen, (H. 216). Chúng phân biệt với *Cladophora* bởi kiểu phân bào phân ly, thường chỉ có một tế bào mẹ sinh trưởng bên ngoài đơn độc và tế bào lồi ra là tiếp tục với tế bào mẹ, duy trì không vách ngăn ở gốc. Một vách ngăn có thể hình thành ở chỗ tách cành, nhưng nó xảy ra thứ cấp. Quá trình trên đã tạo ra hệ thống lỏng lẻo của trục một dãy.



Hình 215: ***Cladophoropsis membranacea*** **(C. Ag.) Berg.** (theo Egerod - 1952)

Chi Siphonocladus Schmitz, (H.217). Các tế bào bố mẹ phân cắt thành số lượng lớn khoang rỗng sắp xếp thành nhiều hàng. Trục hình trụ có thể phân nhánh.



Hình 216: ***Siphonocladus tropicus*** **(Crouan) J. Ag.** (theo Egerod)

(a) - (d) Kiểu phân chia tế bào và sự phát triển của các khoang rỗng; (e) Giai đoạn cuối của sự phát triển

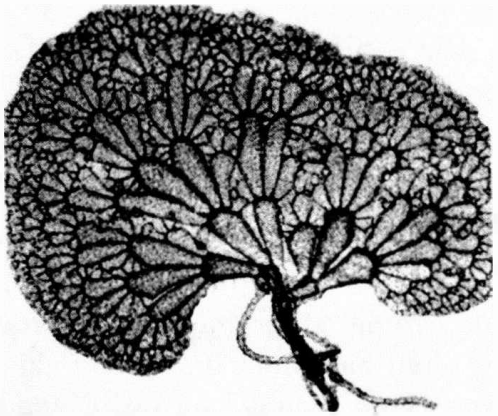
HỌ 2. VALONIACEAE

Tản thiếu trục trung tâm, tạo nên thảm hoặc tập hợp các bọng là phổ biến. Các tế bào nhỏ hình hạt đậu, chúng có thể tạo ra các tế bào bám trên bề mặt dưới của tản để gắn nó vào cơ chất.

HỌ 3. ANADYOMENACEAE

Sự phân chia tế bào tạo ra một hệ thống phân nhánh của các sợi làm cho các tế bào nối nhau thành tản như bản một lớp. Trong tản kiểu một lớp các tế bào có thể tiếp giáp gần nhau và làm đầy các khe hở bởi các tế bào nhỏ hơn hoặc các tế bào không lấp đầy khe hở tạo bản lỏng lẻo. Chúng không có cơ quan đặc biệt hay rễ bám. Chu trình sống có giao thế thế hệ đồng hình với giảm phân ở phát sinh bào tử và sự chia thành ngăn bởi sinh trưởng nội sinh của các vách bên. Đặc điểm của chúng chứng tỏ quan hệ gần với Cladophorales.

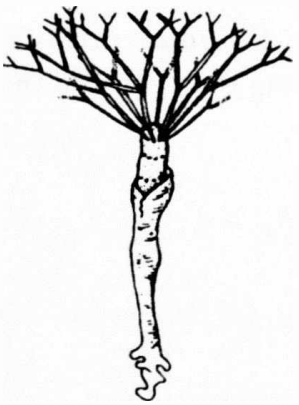
Chi Anadyomene Lamour, (H.218). Hầu hết tản có chiều cao và rộng 10cm, trừ *A. menziesii* kích thước đạt tới 45cm chiều dài và 25cm chiều rộng. Giao thế thế hệ đồng hình, đẳng giao, động bào tử có 4 roi (Jonson, 1962).



Hình 217: ***Anadyomene stellata*** **(Wulf.) C. Ag.**
(từ Bold, 1978; theo J. Rosowski và B. C. Parker)

BỘ 14. DASYCLADALES

Bộ này đã được xác định rõ ràng với 8 chi hiện đang sống và với số chi kỷ lục hóa thạch được tìm thấy. Trong số 8 chi hiện đang sống có 3 chi phát hiện là có từ kỷ phấn trắng, tuy nhiên cấu trúc của chúng bây giờ có phức tạp hơn. Từ kỷ phấn trắng sự phân bố của chúng đã tập trung ở nhiệt đới và á nhiệt đới.



Hình 218: ***Acetabularia***
Trục mới vươn lên và
phần vách trục cũ còn để lại vết tích

Sự tách biệt rõ ràng của bộ bởi các đặc điểm sau:

(1) Đối xứng phóng xạ dựa trên một trục sơ cấp không ngăn vách với toàn bộ nhánh bên, nhánh bên có thể là vài cấp;

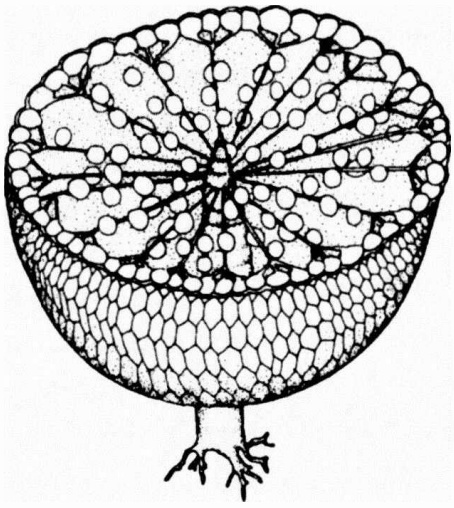
(2) Sinh sản hình thành các nang có nắp (trừ Dasycladus), các nang này giữ chức năng như túi giao tử và cho ra các đẳng giao tử;

(3) Quá trình "thân xương" (H. 219) xảy ra ở đây do sinh trưởng mới đẩy qua sinh trưởng cũ, giai đoạn cắt đứt để lại vết sẹo.

Sự lắng đọng đá vôi ở bề mặt là phổ biến ở bộ này trừ *Batophora* và có ít ở *Dasycladus*, đặc điểm này giải thích sự hóa thạch nhiều của bộ.

Toàn bộ nhánh bên sinh ra bởi trục trung tâm có thể là thưa thớt, sắp xếp lỏng lẻo hoặc tợp hợp dày tùy chi. Các chi *Bornetella* và *Cymopolia* có các nhánh chót hoặc áp chót phồng lên và áp nén nhau tạo một bề mặt rắn chắc của các ô 6 cạnh (H.220). Tản thực chất là một tế bào lớn do các nhánh vẫn trong sự liên hệ thẳng về tế bào chất với trục trung tâm; mặt khác giữa các nhánh bên thuộc các hàng khác nhau cũng có các cửa hay lỗ thông với nhau.

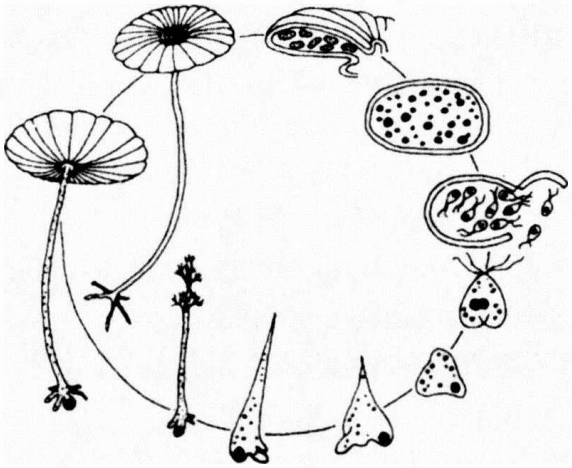
Tản duy trì đơn nhân đến tận khi chúng có khả năng sinh sản thì một nhân khổng lồ ở gốc rễ (H.221) chịu phân chia tạo số lượng lớn nhân thứ cấp và được chuyển lên vào các giao tử nang nhờ dòng chảy tế bào chất. Giao tử nang vươn lên như là kết thúc của nhánh bên sơ cấp (H. 220, 221), ở Batophora giao tử nang hình thành cả trên nhánh bên sơ cấp và nhánh bên thứ cấp. Tế bào chất trong các túi giao tử chia ra tạo các phần đơn nhân, mỗi một tạo nên một bào xác. Các bào xác có nắp có thể can xi hóa rồi rụng khỏi cây bố mẹ như các vảy đặc biệt. Thậm chí nang xếp thành cặp (H.221). Nhân đơn độc trong nang phân chia gián phân tạo một lượng lớn nhân đơn bội, mỗi nhân đơn bội này sau hình thành một giao tử.



*Hình 219: **Bornetella sphaerica** (Zanard.) Solms-Laubach.*

BỘ 15. ZYGNEMATALES

Bộ có các đặc điểm đặc trưng rất nổi bật nên trong hệ thống chia 6 lớp Tảo lục nó là một lớp riêng Conjugatophyceae (Fott, 1971) hoặc Zygnemaphyceae (Round, 1971).



*Hình 220: **Acetabularia***
Chu trình sốngvới sản sinh đẳng giao tử từ bào xác

Tế bào đơn nhân với hình dạng thể màu đặc trưng có các hạch tạo bột. Các thể màu có thể có hình dải hoặc hình bản, hình sao hoặc hình ruy băng xoắn. Nhiều loài tiết ra chất nhầy. Vách tế bào gồm ba lớp, lớp ngoài là chất nhầy không định hình, trong khi hai lớp trong là thớ nhỏ. Các lỗ trên vách có ở Desmidiaceae nhưng không có ở hai họ còn lại.

Các thành viên của bộ là đơn bào (H. 229) và gọi là *desmids* hoặc dạng sợi (H.222). *Desmids* được nhóm vào hai họ khác nhau về bản chất tổ chức vách tế bào, phương pháp phân chia tế bào và sinh sản hữu tính. Một vài *Desmids* là dạng sợi cố định, trong khi số khác là tạm thời. Một số loài tảo sợi của bộ có thể bị giải tán thành các đoạn có một vài hoặc nhiều tế bào. Sự phân đoạn là kết quả sinh sản vô tính ở nhiều loài dạng sợi, sự dày lên của vách ở các tế bào dinh dưỡng để thành hậu bào tử cũng là khả năng của một số loài.

Trong chu trình sống không có giai đoạn vận động bằng roi. Giao tử luôn là dạng amíp là nội chất của tế bào sinh dưỡng khi trở thành giao tử nang, chúng lòi ra từ vách giao tử nang và kết hợp từng đôi tạo hợp tử hoặc từ vách giao tử nang phát triển thành u lồi hướng tới nhau, khi tiếp xúc thì chúng liền hòa tan vách ở chỗ tiếp xúc để tạo thành ống tiếp hợp, hai giao tử amíp có thể cùng bò ra để kết hợp ở giữa ống tiếp hợp

(ngoài giao tử nang) hoặc một cái ở nguyên tại chỗ còn cái kia bò qua ống tiếp hợp tới kết hợp với cái đứng nguyên (trong một giao tử nang) tạo hợp tử. Sau giai đoạn nghỉ hợp tử nảy mầm hình thành 1, 2 hay 4 sản phẩm, chúng phát triển thành pha sinh dưỡng. Tất cả có chu trình sống là đơn bội trừ hợp tử.

Bộ này chỉ có ở nước ngọt. Các loài dạng sợi có thể tạo bao nhầy, tạo khối nổi bọt trên mặt nước. Một số loài đơn bào có thể gây hiện tượng "nước nở hoa". Bộ được chia làm ba họ. Chúng phân biệt trong khóa định loại sau:

1. Dạng sợi nhưng đôi khi giải tán, thậm chí tới đơn bào; vách không có vệt lõm hay vết chạm ở xích đạo tế bào.....Zygnemataceae

1. Đơn bào hoặc sợi với vách tế bào lõm hoặc vết chạm ở xích đạo tế bào..... 2

2. Vách tế bào liên tục, các tế bào con nảy sinh bởi mở rộng của nửa chia đôi của tế bào bố mẹ.....Mesotaeniaceae

2. Vách tế bào chia đôi, các tế bào con nảy sinh như các chồi từ tế bào bố mẹ chia ra.....Desmidiaceae

HỌ 1. ZYGNEMATACEAE

Họ có khoảng 600 loài (Hosham, 1968). Sợi gồm các tế bào hình trụ ngắn hoặc dài, không phân nhánh, sống tự do, trừ một vài loài có rễ phân nhánh ngắn và sống bám. Vách tế bào liên tục và thường bao quanh bởi bao nhầy. Bốn chi trong khóa định loại dưới đây chọn làm minh họa cho họ.

1. Thể màu gồm có một hay nhiều đỉnh, các mép dải gợn sóng..... 2

1. Thể màu hình sao hay thỏi đơn giản..... 3

2. Thể màu xoắn lò xo..... .....*Spirogyra*

2. Thể màu không xoắn lò xo..... *Sirogonium*

3. Mỗi tế bào có hai thể màu hình sao.....*Zygnema*

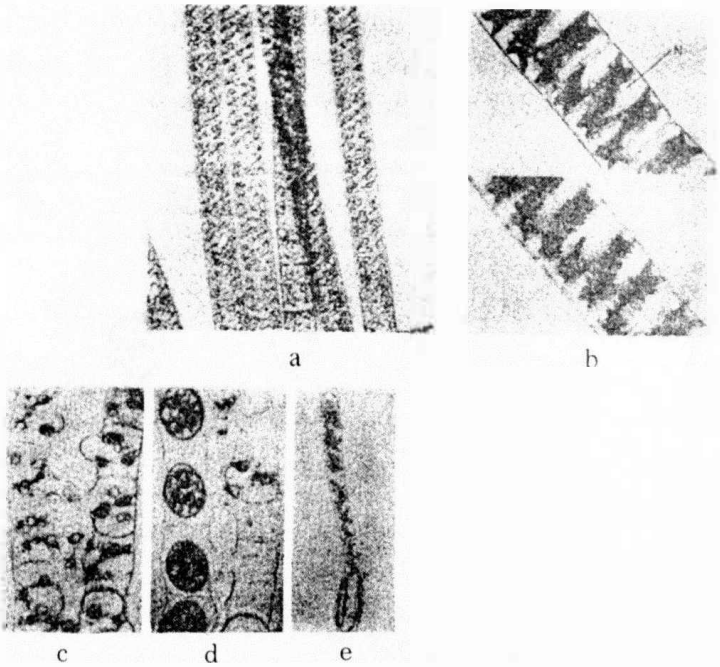
3. Mỗi tế bào có một thể màu hình thỏi, hình vòng tròn đơn giản.....*Mougeotia*

Chi Spirogyra Link, (H.222, 223). Chi phân bố rộng nhất của Tảo lục. Chúng phát triển thành các đám mượt mà với màu xanh lục đẹp, trú trên đáy hay trôi nổi tự do trong các thủy vực nước ngọt. Đã có khoảng 300 loài được mô tả. Kích thước, hình dạng tế bào, số lượng thể màu và các chi tiết của sinh sản hữu tính, đặc biệt là kích thước, hình dáng, màu và kiểu trang trí trên vách hợp tử là các đặc điểm định loại quan trọng.

Tế bào hình trụ chứa một không bào trung tâm lớn, trong nó có nhân không phải hình cầu treo lơ lửng bởi các sợi nguyên sinh chất. Có một hay một số thể màu hình dải băng xoắn đều đặn nằm trong lớp nguyên sinh chất ở giữa vách tế bào mỏng và không bào. Tế bào chất luôn vận động vòng quanh không bào. Số lượng thể màu tùy thuộc loài, mép của chúng nổi vỏ sò đẹp, chứa nhiều hạch tạo bột lồi lên. Nhiều loài sợi được bao bởi bao nhầy thấy rõ hoặc không.

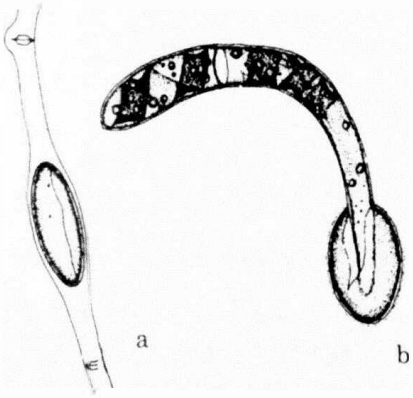
Sinh sản vô tính bằng phân đoạn hay giải tán sợi. Sinh sản hữu tính từ trước đã gọi là sự tiếp hợp (H. 222c, d), nó thường dễ gặp. Đầu tiên là sự tụ tập các sợi trong một khối nhầy chung và thiết lập ống tiếp hợp giữa các cặp tế bào nhờ sự kéo dài các u lồi, khi hai u lồi tiếp xúc nhau, vách chỗ tiếp xúc được hòa tan tạo nên ống tiếp hợp. Hai tế bào sinh dưỡng đã trở thành hai túi giao tử, toàn bộ nội chất của túi tạo nên giao tử do sự mất một lượng lớn nước và trải qua co nguyên sinh tự chủ nhờ hoạt động của nhiều

không bào co bóp. Tất cả các giao tử trong các túi giao tử của một sợi bò qua các ống tiếp hợp đã được thiết lập, sang kết hợp với các giao tử nằm trên sợi đối diện. Qua đây cho thấy có sự phân tính giữa hai sợi, tạo nên dị giao tử về sinh lý. Sau kết hợp vách của túi giao tử chứa hợp tử dày lên và có màu xẫm, khoảng không giữa hợp tử và vách giao tử nang được lấp đầy bởi vật chất trong suốt làm cho hợp tử được cố định. Nhân kết hợp rồi phân chia giảm phân trước cả giai đoạn nghỉ của hợp tử. Hợp tử nảy mầm cho sợi mới đơn bội.



Hình 221: ***Spirogyra* sp.** (theo Bold - 1978)

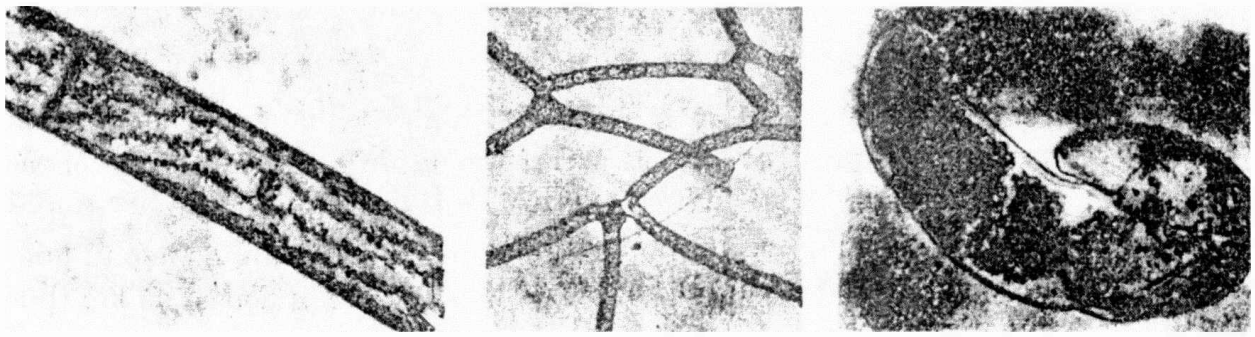
(a) Một nhóm các sợi dinh dưỡng;
(b) Tổ chức tế bào, (N), nhân;
(c), (d) Giai đoạn đầu và cuối của tiếp hợp;
(e) Hợp tử nảy mầm.



Hình 222: (Theo Bold - 1978)

(a) *Spirogyra groenlandica* Rosenvinge, cuối sự tiếp hợp bên.
(b) *S. inflata* (Vauch.) Kuetz, sự nảy mầm của hợp tử.

Chi Sirogonium Kuetz., (H. 223). Hình thái sợi giống *Spirogyra* nhưng không có bao nhầy. Các tế bào có từ 2-10 thể màu hình dải nhưng có khuynh hướng định hướng song song với trục dài của tế bào. Khác biệt rõ rệt của chi là khi tiếp hợp không hình thành ống tiếp hợp mà là kết hợp trực tiếp.



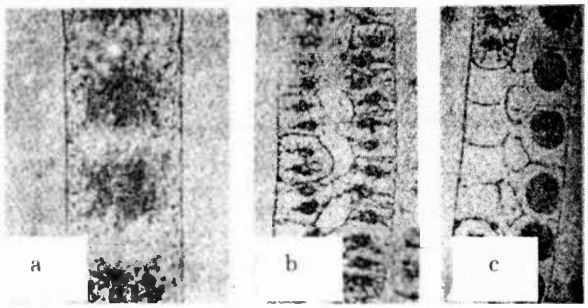
a b c

Hình 223: ***Sirogonium melanosporum*** (Randhawa) Transeau. (theo Hoshaww - 1965)

(a) Tế bào dinh dưỡng; (b) Sự tiếp hợp, chú ý hợp tử ở phía dưới, các giao tử khác nhau ở bên trái phía trên; (c) Hợp tử nảy mầm với hai tế bào lòi ra.

Chi Zygnema C. A. Agardh, (H. 224). Các tế bào hình trụ ngắn chứa hai thể màu hình sao và một nhân ở giữa hai thể màu. Các sợi cũng có bao nhầy dày mỏng tùy loài. Sợi thường ngắn hơn sợi *Spirogyra* rất nhiều. Chi có khoảng 100 loài đã được mô tả.

Chi Mougeotia C. A. Agardh, (H. 225). Tế bào của sợi chứa một (ít khi là hai) thể màu giống thỏi chứa các hạch tạo bột. Thể màu có thể xoay quanh trục dài để định hướng cho cạnh của nó hướng về ánh sáng trắng cường độ thấp và hướng mặt rộng về phía tới của ánh sáng đỏ. Sinh sản hữu tính ở hầu hết các loài là đẳng giao, không có sự khác biệt về sinh lý của hai giao tử nên chúng cùng đi ra khỏi túi giao tử để kết hợp ở giữa ống tiếp hợp. Tất cả các loài của chi đều có dư tế bào chất trong túi giao tử sau khi đã thụ tinh. Hợp tử nảy mầm sau khi đã giảm phân cho ra một sợi mới.

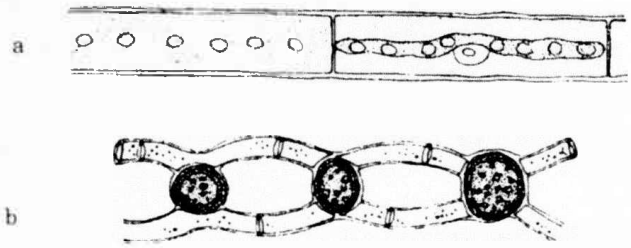


Hình 224: ***Zygnema* sp.** (theo Bold - 1978)

(a) Tế bào dinh dưỡng, hai thể màu hình sao và nhân ở giữa chúng.

(b) Giai đoạn sớm của tiếp hợp.

(c) Giai đoạn muộn của sự tiếp hợp, chú ý ống tiếp hợp và hợp tử.



Hình 225:

(a) *Mougeotia sp.*các tế bào với các thể màu ở hai phía nhìn (theo Bold)

(b) *M. calcarea* (Clev.) Wittr. sự tiếp hợp (theo Wittrock - 1922)

HỌ 2. MESOTAENIACEAE

Các thành viên thường là đơn bào sống đơn độc, vách liên tục. Sau đây là khóa định loại cho 4 chi thường gặp.

1. Thể màu dạng thỏi, cấu trúc đơn giản.....*Mesotaenium*
1. Thể màu khác.....2
   2. Thể màu dạng dải xoắn lò xo.....*Spirotaenia*
   2. Thể màu khác.....3
3. Thể màu hình sao.....*Cylindrocystis*
3. Thể màu trục, dạng gợn luống.....*Netrium*

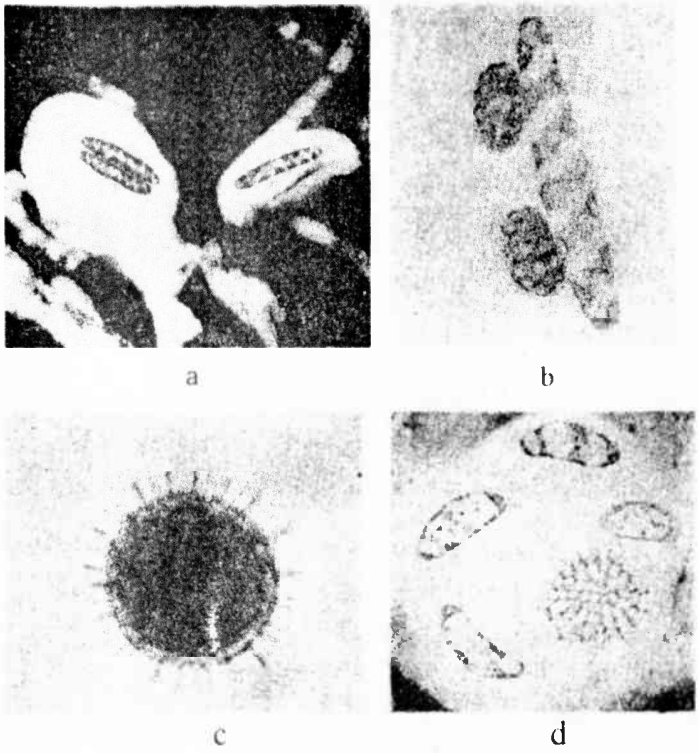
Chi Spirotaenia Brebisson, (H. 226). Các tế bào hình trụ thẳng hay hơi cong với các cực tròn, đơn nhân. Hầu hết các loài có một thể màu hình dải xoắn lò xo với các hạch tạo bột.

Sinh sản vô tính bằng phân chia ngang tế bào. Sinh sản hữu tính tạo hợp tử phát triển giữa hai cặp riêng lẻ (đẳng giao). Sự kết hợp nhân xảy ra khi hợp tử đã kết thúc giai đoạn nghỉ và ngay sau đó là giảm phân (Biebel, 1973), hợp tử nảy mầm cho 4 tế bào non (H. 227d).

Chi Netrium Naegeli, (H. 227). Các tế bào có đầu kéo dài tròn hay phẳng, một nhân nằm gần đường xích đạo tế bào. Có hai khối thể màu đính trục, mỗi một có một

hạch tạo bột kéo dài, ở mặt cắt ngan tế bào có thể thấy 6 cạnh hoặc hơn của thể màu dạng phóng xạ từ trung tâm tế bào ra.

Sinh sản vô tính bằng phân chia tế bào. Sinh sản hữu tính có thể là đơn tính hay lưỡng tính, đẳng giao và có ống tiếp hợp (Biebel, 1973). Kết hợp nhân cũng xảy ra sau giai đoạn nghỉ của hợp tử, sau đó giảm phân và nảy mầm cho ra 2 hay 4 tế bào con.



Hình 226: ***Spirotaenia condensata* Bréb.** (từ Bold - 1978)

(a) Một cặp tế bào chuẩn bị tiếp hợp và một tế bào đơn độc, chú ý khối nhầy.

(b) Hình thành giao tử, một tế bào hình thành hai giao tử, tế bào kia ở giai đoạn sớm.

(c) Hợp tử.

(d) Hợp tử nảy mầm, chú ý 4 sản phẩm giảm phân.

HỌ 3. DESMIDIACEAE

Các thành viên của họ sống đơn độc, sống thành tập đoàn hay dạng sợi. Vách tế bào gồm hai nửa ở tuổi khác nhau do cách phân chia tế bào. Thường vách có hai lớp và bao quanh bởi lớp chất nhầy. Tế bào đối xứng qua chỗ gắn hai nửa vỏ, thường chỗ gắn đó tạo nên vách lõm dễ thấy, nếu không có vết lõm thì hai nửa đối xứng thể hiện qua thể màu. Thể màu dễ thấy với các hạt tạo bột. Nhân dễ thấy nằm ở xích đạo tế bào nơi tiếp giáp của hai nửa vỏ.

Sinh sản vô tính là tiếp hợp, ống tiếp hợp có hoặc không, đối với dạng hình sợi thì luôn có ống tiếp hợp. Hầu hết là đẳng giao tử. Giảm phân xảy ra khi hợp tử nảy mầm và khác với họ Mesotaeniaceae là chỉ cho ra 1 hoặc 2 tế bào con. Thường phân bố ở nước có pH axit nhẹ (pH 5-6), cá biệt có loài của chi *Cosmarium* lại ưa nước hơi kiềm. Theo Nguyễn Văn Tuyên và Đặng Thị Sy (2001) họ này ở Việt Nam có khoảng 500 loài và dưới loài. Sáu chi phổ biến của họ phân biệt trong khóa định loại sau:

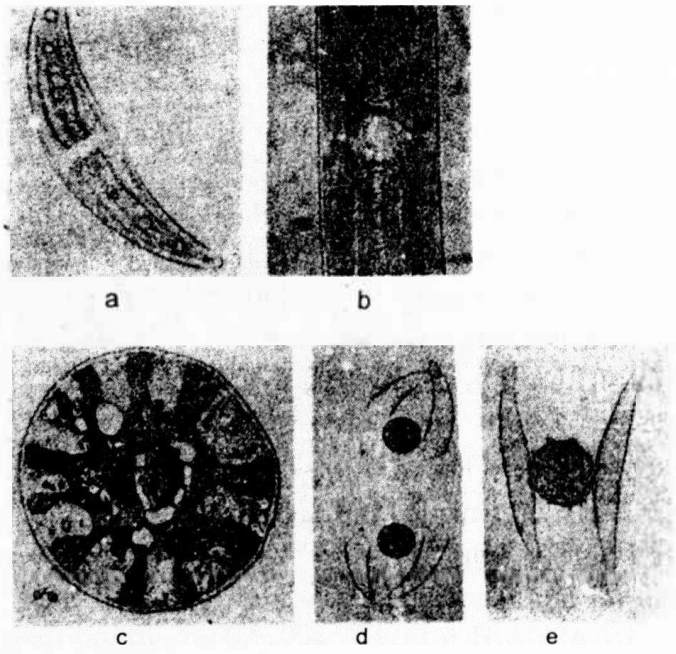
Hình 227: (theo Biebel - 1964)

(a) *Netrium digitus* var. *lamellosum*. Tế bào dinh dưỡng.

(b), (c) *N. digitus* var. *digitus*.: *(b) Tiếp hợp giai đoạn đầu. (c) Hợp tử.*

1. Đơn bào hay liên kết lỏng lẻo sau phân chia tế bào.....2
1. Dạng sợi.....5
2. Các tế bào thon dài, đôi khi cong.....*Closterium*
2. Các tế bào không có dạng như trên.....3
3. Các tế bào chạm chỉ ở eo, các đỉnh tế bào không có u.....*Cosmarium*
3. Các nửa tế bào chạm khắc khác nhau.....4
4. Các tế bào phẳng ở phía đầu.....*Micrasterias*
4. Các tế bào có đầu tỏa ra.....*Staurastrum*
5. Thắt ở giữa tế bào nhìn như mới bắt đầu.....*Hyalotheca*
5. Thắt ở giữa tế bào rõ ràng.....*Desmidium*

Chi Closterium Nitzsch., (H. 228). Tảo đơn bào sống đơn độc. Tế bào thon dài, hẹp dần về hai đầu, đôi khi hơi phồng ở đường xích đạo và cong nhẹ. Các nửa tế bào chứa các thể màu trục đơn độc và thường có các lằn gợn phóng xạ. Nhân nằm ở trung tâm, nổi lên giữa hai thể màu ở xích đạo của tế bào. Mỗi cực tế bào có một không bào, trong nó có các hạt sulphatcanxi luôn vận động Brao. Trên vách tế bào có các lỗ, qua đó dịch nhầy được tiết ra. Vách tế bào gồm ba lớp là lớp ngoài không định hình, vách sơ cấp và vách thứ cấp. Lớp ngoài nhẵn hoặc có sọc dọc, các lỗ xếp theo hàng dọc, qua nó chất nhầy tiết ra là đặc điểm của mọi loài.



Hình 228: ***Closterium***

(a) *C. moniliferum* (Bory) Ehrb. tế bào dinh dưỡng.
(b) *C. sp.* vùng trung tâm tế bào, chú ý nhân lớn và 4 trong số các hạch tạo bột.
(c) *C. littorale*. lát cắt ngang tế bào, chú ý thể màu trục với các thùy tỏa phóng xạ.
(d) *C. moniliferum*. hai hợp tử hình thành bởi vừa phân ly của một cặp tế bào.
(e) *C. calosporum* Wittr. var. *maius* West. hợp tử hình thành giữa hai tế bào rỗng.

[(a), (d) theo Lippert; (c) theoPickett-Heaps và Fowke; (e) theo Cook - 1963]

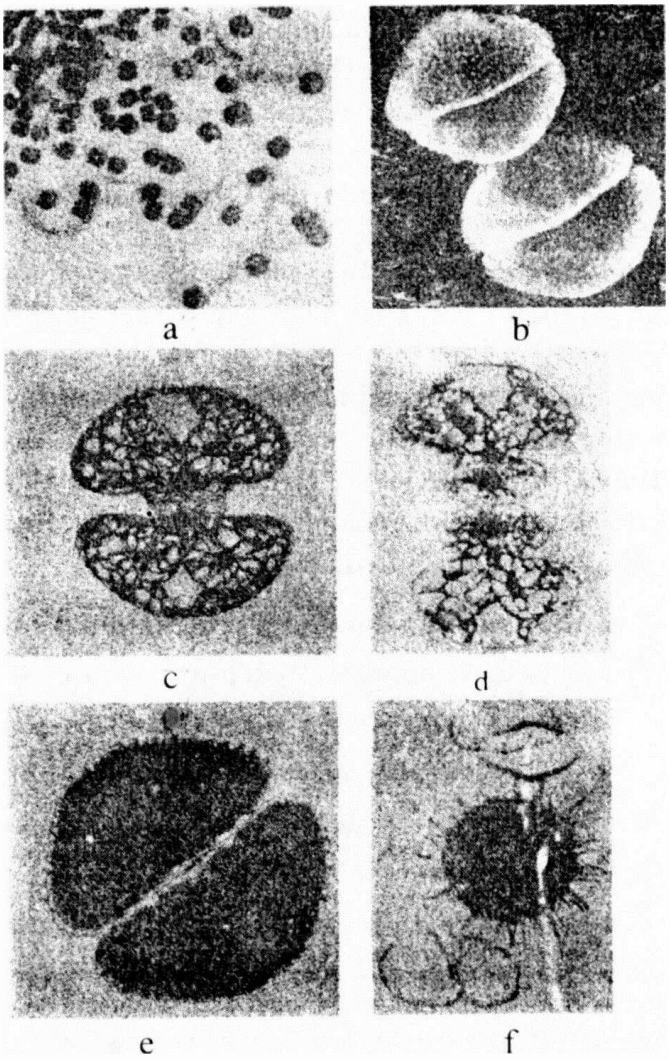
Sinh sản vô tính thực hiện bởi phân chia tế bào, nhân phân chia nguyên nhiễm và tiếp theo là phân bào. Sau khi phân chia nhân, mỗi nửa nhân di chuyển tới xích đạo của tế bào con rồi thể màu của nửa tế bào cũng phân đôi và định vị ở hai bên nhân theo chiều dọc tế bào. Sau đó mỗi nửa tế bào mẹ hình thành một nửa tế bào mới cho hoàn chỉnh một tế bào con.

Sinh sản hữu tính đẳng giao, có ống tiếp hợp. Sau khi kết hợp vách ống tiếp hợp có thể duy trì hoặc biến

đi, vách của hợp tử dày lên, có thể có trang trí. Qua giai đoạn nghỉ hợp tử nảy mầm cho 2 cá thể mới.

Chi Cosmarium Corda, (H.229). Các tế bào có vết thắt sâu ở chỗ nối hai mảnh vỏ. Mỗi nửa tế bào có một thể màu đính trục với các gợn hoặc bản phóng xạ, các hạch tạo bột nằm trên các phần xung quanh trục thể màu.

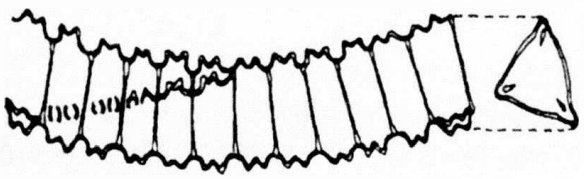
Theo Pickett Heaps (1972) sự phân bào diễn ra như sau: suốt đầu kỳ trước eo thắt kéo dài nhẹ, các nguyên liệu cho hình thành vách mới bắt đầu lắng đọng xung quanh eo, tiếp tục tới kỳ cuối của nguyên phân thì hoàn thành một lớp vách phân tế bào mẹ thành hai tế bào, lớp vách này là lớp vách sơ cấp của nửa tế bào con sẽ được hình thành tiếp theo. Khi hai nửa tế bào con to ra để hình thành nên nửa còn thiếu, các thùy của thể màu ở mỗi tế bào con cũng dài ra vươn theo sự tăng trưởng của nửa tế bào mới. Khi nửa tế bào mới đạt tới kích thước cực đại thì sự lắng đọng nguyên liệu cho lớp thứ cấp trên lớp sơ cấp của vách nửa tế bào mới cũng hoàn thành, các kiểu trang trí trên vách của mỗi loài cũng được định hình, trên vách thứ cấp có các lỗ tiết chất nhầy.



Hình 229: ***Cosmarium*** (theo Pickett-Heaps - 1972)
(a) - (d) *C. botrytis* Menegh. (a) các tế bào sinh trưởng trên môi trường cứng. (b) một cặp tế bào sau phân chia. (c), (d) các giai đoạn trong phân chia tế bào và sự hình thành các nửa tế bào mới. (e) *C. turpinii* Bréb., tế bào sống. (f) sinh sản hữu tính, giao tử nang rỗng với hợp tử ở giữa chúng.

Sinh sản hữu tính xảy ra tiếp hợp giữa hai tế bào. Thoạt đầu các đôi tế bào tương ứng, được bao quanh bởi chất nhầy và sắp xếp cho hai trục dọc của chúng vuông góc với nhau, tiếp đến chúng mở eo cho nội chất thoát ra và kết hợp với nhau thành hợp tử hình cầu có vách với các gai. Sau thời gian nghỉ hợp tử nảy mầm, nội chất của nó lòi ra một bọc trong suốt và phân chia tạo hai tế bào con.

Chi Desmidium C. A. Agardh, (H. 230). Các sợi của chúng xoắn vặn nhẹ và thường có bao nhầy. Vách lõm giữa tế bào nông như một đường xoi. Mỗi tế bào có hai thể màu đính trục với hạch tạo bột. Sinh trưởng của sợi là do phân chia tế bào.



Hình 230: ***Desmidium schwartzii*** **C. A. Agardh.**
(Từ Bold, 1978, theo Britton và Tiffany)

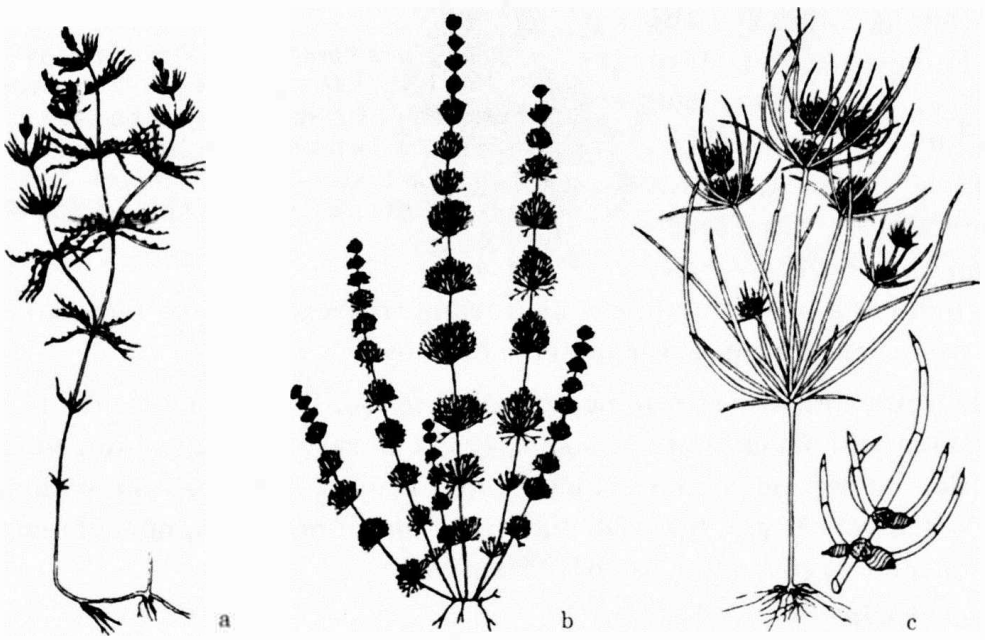
Sinh sản hữu tính là tiếp hợp giữa hai sợi tương ứng, các ống tiếp hợp giữa các đôi tế bào trên hai sợi được thiết lập. Đẳng giao hiếm thấy, chủ yếu là dị giao, các hợp tử được hình thành trong các giao tử nang của một sợi.

3.2.12. Ngành Tảo vòng - Charophyta

Ngành này nhiều tác giả để là một lớp của ngành Tảo lục do nó có sắc tố quang hợp và sản phẩm dự trữ là tinh bột giống Tảo lục. Tuy nhiên nhiều tác giả cho rằng cấu trúc hình thái, cấu trúc tế bào và đặc biệt là cấu trúc của cơ quan sinh sản của Tảo vòng không chỉ khác với Tảo lục mà còn khác với đặc điểm chung của tảo. Một số tác giả cực đoan còn xếp chúng vào với rêu. Trên cơ sở các đặc điểm của chúng và các hóa thạch tìm thấy Grambast (1974) đã đề nghị một vị trí cho Tảo vòng là ở giữa tảo và rêu, và đề nghị để chúng thành một ngành riêng. Đề nghị này đã được nhiều nhà tảo học đồng ý. Sau đây là khóa định loại cho 4 chi đã gặp:

1. Các tế bào bao noãn tách làm 5 mấu ở đầu bao.....2
1. Các tế bào bao noãn tách làm 10 mấu ở đầu bao.....3
   2. Có stipulodes, đều đặn và thấy rõ.....*Chara*
   2. Thường không có stipulodes, nếu có không đều và không rõ.....*Nitellopsis*
3. Các trục nhánh khỏe và không phân nhánh.....*Tolypella*
3. Các nhánh dạng chạc hay phân nhánh.....*Nitella*

Các chi trên phân biệt dễ dàng qua hình thái tản (H. 232).

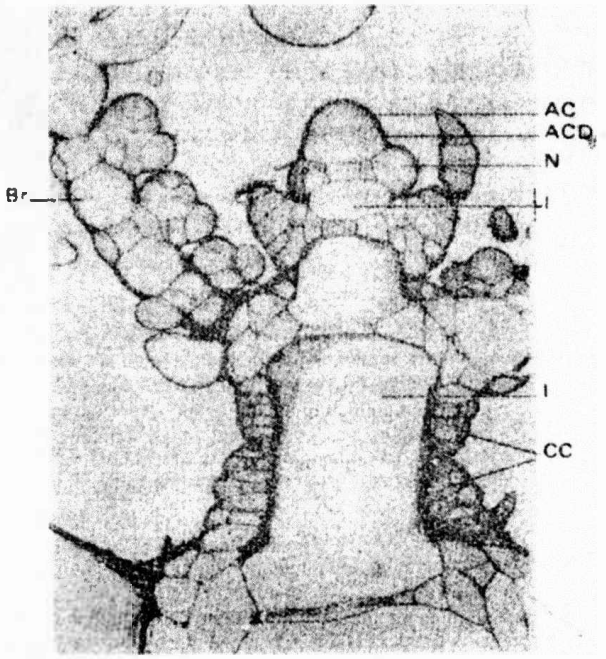


Hình 231:

(a) *Chara foetida* A. Br. (theo Groves và Bullock-Webster)
(b) *Nitella tenuissima* (Desv.) Kuetz (theo Prescott)
(c) *Tolypella prolifera* (Ziz.) Leonhardi (từ Bold, 1978, theo Takashi Sawa)

HÌNH THÁI TẢN

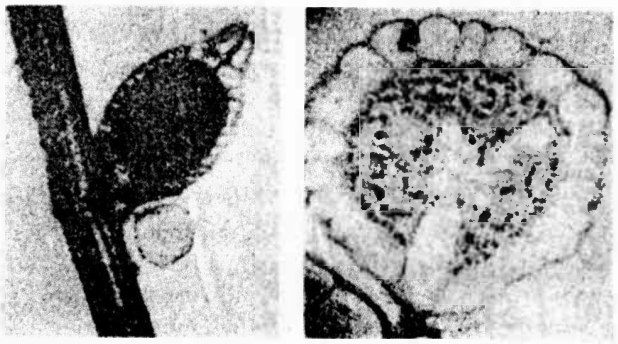
Tản kích thước lớn, có thể đạt chiều cao tới 30-40cm, vươn thẳng trong nước lặng hoặc nằm rạp trong nước chảy. Tản gồm phần rễ phân nhánh bám trong đất và phần dinh dưỡng có trục, lá và cơ quan sinh sản. Tản sinh trưởng ở đỉnh bởi tế bào đỉnh hình bán cầu lõm (H. 232). Mỗi lần phân chia hình thành hai vách ngăn ngang tạo ba tế bào. Tế bào đỉnh vẫn hình bán cầu lõm. Tế bào giữa lồi hai mặt (tế bào đỉnh phát sinh có hai nhân), sau kéo dài cùng với nhân phân chia gián phân tạo tế bào lóng lớn có nhiều nhân. Tế bào dưới lõm hai mặt (tế bào mấu) phân chia dọc tạo một lớp tế bào, các tế bào ở vòng ngoài có một số không phân chia mà chỉ kéo dài thành lá, một số khác (chỉ ở một số loài) phân chia nhanh tạo một lớp tế bào nhỏ phủ lên lóng thành lớp vỏ, chỉ có một vài tế bào tiếp tục phân chia như tế bào đỉnh để tạo nhánh bên.



Hình 232: ***Chara* sp. lát cắt dọc giữa đỉnh**

AC: Tế bào đỉnh; *ACD*: Tế bào đỉnh phát sinh có hai nhân; *Br*: Nhánh với các cơ quan sinh sản hữu tính; *CC*: Các tế bào phân chia từ tế bào mấu tạo lớp vỏ; *I*: Giữa các mấu; *N*: Mấu (*theo J.D. Pickett-Heaps - 1967*)

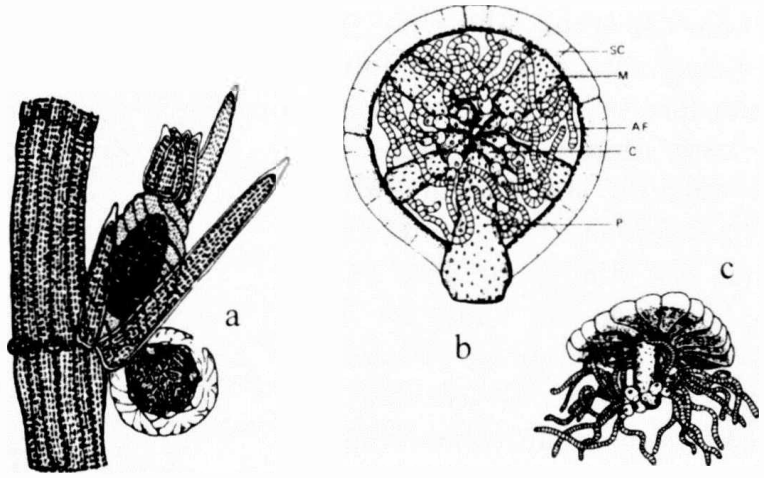
Tảo vòng không có sinh sản vô tính, sinh sản sinh dưỡng bằng cách nảy chồi từ "các củ" ở gốc. Sinh sản hữu tính là noãn giao. Cơ quan sinh sản cái là túi noãn, cơ quan sinh sản dực là túi tinh, các túi này đều là đa bào và luôn nằm trên nhánh bên (H.233). Túi noãn thường nằm trên nách lá và ngay dưới nó là túi tinh (H.233, 234). Túi noãn hình trứng gồm 5 tế bào hình dải, gắn với nhau bằng mép của chúng và cùng xoắn theo một chiều tạo phòng rỗng chứa một noãn cầu (H. 234). Đầu túi noãn, năm tế bào lại tách thành 5 mấu là 5 tế bào nhỏ xếp thành một vòng (*Chara, Nitellopsis*, H.234) hoặc chia đôi thành 10 tế bào nhỏ xếp thành hai vòng (*Nitella, Tolypella*, H. 235).



Hình 233: ***Chara seijuncta* A. Br.** (theo Bold - 1978)
(a) Nhánh với túi noãn và túi tinh; (b) Lát cắt qua túi tinh.

Túi tinh được mang trên một chân trụ, chân trụ này mang tám tế bào bản gắn với nhau thành một bao rỗng hình cầu. Mỗi tế bào bao này ở giữa có một tế bào trụ châu đầu vào trung tâm bao rỗng. Đầu tế bào trụ này mang 6 tế bào đầu thứ cấp, trên mỗi tế bào nhỏ này mang 4 sợi một hàng tế bào. Mỗi sợi có từ 200-300 tế bào (H. 234), mỗi tế bào sau cho một tinh trùng xoắn có 2 roi. Khi thuần thục tinh trùng chui ra khỏi túi tinh đến kết hợp với noãn trong túi

noãn. Hợp tử sau giai đoạn nghỉ, nhân phân chia giảm nhiễm tạo 4 nhân con, còn hợp tử phân thành hai tế bào nhờ một vách ngăn. Tế bào lớn chứa ba nhân sau tiêu biến đi còn tế bào nhỏ chia đôi, một phân chia tiếp tạo rễ, một trở thành tế bào đỉnh sinh trưởng đầu tiên của tản (H.236).



Hình 234: ***Chara***

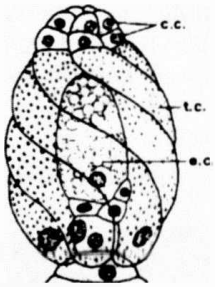
(a) *Chara fragillis* Desvaux, nhánh với túi noãn và túi tinh (theo Sachs)

(b) Sơ đồ lát cắt qua giữa túi tinh

(c) Một tế bào vỏ túi tinh mang tế bào trụ với 6 tế bào hình đầu mang sợi sinh tinh trùng:

AF: Các sợi sinh tinh trùng; *C*: Tế bào đầu thứ cấp; M: Tế bào trụ; *P*: Chân trụ

[(b) và (c) Từ Bold, 1978, theo William H. Brown.]

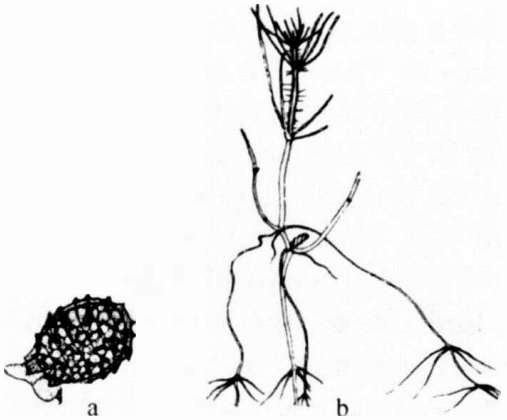


Hình 235: ***Nitella opaca* Ag. Living, – Túi noãn**

Cc: Các tế bào ở đỉnh túi noãn;

ec: Trứng; *tc*: Tế bào hình dải.

(từ Bold, 1978, theo Takashi Sawa)



Hình 236: ***Chara* sp. – sự nảy mầm của hợp tử**

(a) Giai đoạn sớm;

(b) Giai đoạn nảy mầm hoàn chỉnh.

(từ Bold, 1978, theo Debary và N. Pringsheim)

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Ahmadjian, V. 1967. *A guide to the algae occurring as lichen symbionts: isolation, culture, cultural physiology, and identification*. Phycologia 6;127-160.
2. Allen, D. M., and D. H. Northcote. 1975. *The scales of Chrysochromulina chiton*. Protoplasma 83: 389-412.
3. Arnold, C. A. 1952. *A specimen of prototaxites from the Kettele Point Black Shale of Ontario*. Palaeontogrphica 93(B):45-56.
4. Ashford, B. K., R. Ciferri, and L. M. Dalman. 1930. *A new species of Prototheca and a variety of the same isolates from the human intestine*. Arch. Protistenk. 70:619-623.
5. Atkinson, K. M. 1972. *Berds as transporters of algae*. Br. Phycol. J. 7:319-321.
6. Barghoorn, E. S., and S. A. Tyler. 1965. *Microorganisms from the Gunflint chert*. Science 147:563-577.
7. Baschnagel, R. A. 1966. *New fossil algae from the Middle Devonian of New York*. Trans. Amer. Micrbiol. Soc. 85:297-302.
8. Bauld, J., and T. D. Brock. 1974. *Algal excretion and bacterial assimilation in hot spring algal mats*. J. phycol. 10: 101-106.
9. Beaney, W. D., and L. R. Hoffman. 1968. *Two new species of Oedogonium*. J. Phycol. 4: 221-229.
10. Belcher, J. H. 1969A. *Some remarks upon* Mallomonas papillosa Harris *and* Bradley *and* M. calceolus Bradley. Nova Hedw. 18: 257-270.
11. Belcher, J. H. 1969B. *A re- examination of* Phaeaster pascheri Scherffel *in culture*. Br. Phycol. J. 4: 191-197.
12. Berland, B. R., D. J. Bonin, A. L. Cornu, S. Y. Maestrin, and J. Marino. 1972. *The antibacterial substances of the marine alga* Stichochrsis immobilis *(Chrysophyta)*. J phycol. 8:383-392.
13. Biebel, P. 1964. *The sexual cycle of* Netrium digitus. Am. J. Bot.51: 697-704.
14. Bisalputra, T. 1974. *Plastids. Chapter. 4 in Algal physiology and Biochemistry* (Ed., W. D. P. Stewart), Univ. of Calif. Press, Berkeley and Los Angeles, XI + 998pp.
15. Black, M. 1963. *The fine structure of the mineral parts of the Coccolithophoridae*. Proc. Linn. Soc. London 174: 41-46.
16. Bliding, C. 1957. *Studies in Rhizoclonium - life history of two species*. Bot. Notiser 110: 271-275.
17. Boney, A. D. 1967. *Spore emission, sporangium proliferation and spore germination in situ in monosporangia of* Acrochaetium virgatulum. Br. Phycol. Bull. 3:317-326.

18. Booth, W. E. 1941. *Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control*. Ecology 22:38-46.

19. Bourrelly, P. 1966. *Les Algues d'eau douce. Initiation à la systématique. I. Les algues vertes*. N. Boubée and Cie. Paris. 511 pp.

20. Brachet, J. L. A. 1965. *Acetabularia*. Endeavour 24:155-161.

21. Bradley, W. H. 1970. *Eocene algae and plant hairs from the Green River formation of Wyoming*. Am. J. Bot. 57: 782-785.

22. Brook, A. J. 1968. *The discoloration of roofs in the United States and Canada by algae*. J. Protozool. 13: 367-375.

23. Butcher, R. W. 1967. *An introductory account of theíamaller algae of British coastal waters, Part IV: Cryptophyceae*. Ministry of Agric., Fish., and Food, Fish. Invest., Ser. IV, vi+54pp.

24. Cachon, J., M. Cachon. and C. K. Pyne. 1968. *Structures et ultrastructure de* Paradinium oucheti Chatton 1910, *et position systematique des Paradinides*. Protistologica 4: 303-311.

25. Cachon, J., M. Cachon and F. Bouquaheux. 1969. *Myxodinium pipiensgen. Nov.* sp. *Nov., Peridinien parasite d'Holosphaera phycologiab*: 157-165.

26. Cachon, J., and M. Cachon. 1970. *Ultrastructure des Amoebophyridae (peridiens Duboscquodinida). II. Systemes atractophoriens et microtubulaires; leur intervention dans la mitose*. Protistologica 6: 57-70.

27. Caplin, S. M. 1968. *Fucus life cycle: time to correct the text books*. BioScience 18: 193. Chantanachat, S., and H. C. Bold. 1962. Phycological Studies. II. *Some algae frome arid soils*. The University of Texas Pub. No. 6218. Austin, Texas. 75 pp.

28. Cardinal, A. 1964. *Étude sur les Ectocarpacées de la Manche*. Beihefte z. Nova Hedw. 15.86pp.

29. Chen, L. C. -M., T. Edelstein, E. Ogata, and J. McLachlan. 1970. *The life history of* Porphyra miniata. Can. J. Bot. 48: 385-389.

30. Chiang, Y. M. 1970. *Morphological studies of red algae of the family* Cryptonemiaceae. Univ. Calif. Pub. Bot. 58. Vi+ 95pp.

31. Chihara, M., and M. Yoshizaki, 1972. *Bonnemaisoniaceae: their gonimoblast development, life history and systematics. In contribution to the systematics of Benthic marine algae of the North Pacific* (Ed. I. A. Abbott and M. Kurogi), Jap. Soc. Phycology, Kobe. pp. 243-251.

32. Christensen, T. 1962. *Alger*. In Boecher, T. W., Lange, M., and Sorensen, T. (Ed.). *Systematisk Botanik*. Vol. 2, No. 2. Munksgaard, Copenhagen. 178 pp.

33. Chu Văn Thuộc, 2002. *Nghiên cứu thành phần loài, phân bố và thăm dò khả năng gây hại của một số loài tảo độc hại thuộc ngành Tảo giáp (Dinophyta) ở vùng ven biển miền Bắc Việt Nam*. Luận án Tiến sỹ Sinh học.

34. Clayton, M.N. 1972. *The occurrence of variant forms in cultures of species of Ectocarpus and Giffordia*. Br. Phycol. J. 7: 101-108.

35. Cloud, P. E., Jr., G. R. Licori, L. R. Wright, and B. W. Troxel. 1969. *Proterozoic eucariotes from Eastern California*. Proc. Nat. Acad. Sci. 63:623-630.

36. Cole, K., and E. Conway. 1974. *Cytological considerations of life histories in the genus Porphyra*. Proc. Inter. Seaweed Symp. 8, p. A60. (Abstr.).

37. Conway, E. 1964. *Autecologycal studies of the genus Porphyra. I. The species found in Britain*. Br. Phycol. Bull. 2: 342-348.

38. Cook, P. W. 1963. *Variation in vegetative and sexual morphology among some small curved species of Closterium*. Phycologia 3:1-18.

39. Cooke, W. J. 1975. *The occurrence of an endozoic green alga in in the marine mollusc,* Clinocardium muttallii (Conrad, 1837). Phycologie 14: 35-39.

40. Cox, Edmond R., and T. R. Deason. 1968. *Axilosphaera and Heterotetracystis. New chlorosphaeracean genera from Tennessee soil.* J. Phycol. 4:240-249.

41. Cox, Edmond R., and J. Hightower. 1972. *Some corticolous algae of McMinn County*, Tennessee, U.S.A. J. Phycol. 8:203-205.

42. Cox, Elenor R., and H. J. Arnott. 1971. *The ultrastructure of the theca of the marine dinoflagellate,* Ensiculifera loeblichii sp. Nov. *In Contributions in Phycology* (Ed., B. C. Parker and R. M. Brown , Jr.). Allen Press, Lawrence, Kansas. pp. 121-136.

43. Craigie, J. S. 1974. Storage products, Chapter 7 in Stewart, W.D.P(Ed.). *Algal Physiology and Biochemistry*. Univ. Calif. Press. Berkeley and Los Angeles, 989 pp.

44. Croft, W. N., and E. A. George. 1959. *Blue-green algae from the Middle Devonian of Rhynie, Aberdeenshire*. Bull. Br. Museum (N. History) Geology 3: 341-353.

45. Darden, W. H., Jr. 1966. *Sexual reproduction in Volvox aureus*. J. Protozool. 13: 239-255.

46. Deig, F. E., D. W. Ehresmann, M. T. Hatch, and D. J. Riedlinger. 1974. *Inhibition of herpesvirus replication by marine algae extracts. Antimicrobial Agents and Chemotherapy* 6: 524-525.

47. Dixon , P. S. 1961. *The occurrence of tetrasporangia and carposporophytes on the same thallus in Euthora cristata* (L. ex Turn.) J. Ag. Can. J. Bot. 39:541-543.

48. Dixon, P. S. 1971. *Studies on the genus Seirospora*. Botaniste 44:35-48.

49. Dixon, P. S. 1973. *Biology of the Rhodophyta*. Hafner Press, New York. Xiii+285 pp.

50. Dogge, J. D. 1973. *The fine structure of algal cells*. Academic Press, London and NewYork, x + 261 pp.

51. Dogge, J. D. 1974: *Fine structure and phylogeny in the algae*. Sci. Prog. (Oxford) 61: 257-274.

52. Dogge, J. D. 1975: *The fine structure of Trachelomonas (Euglenophyceae)*. Arch. Protist. 117: 65-77. 257-274.

53. Dogde, J. D. and R. M Crawford. 1970. *The morphology and fine structure of* Ceratium hirundinella *(Dinophyceae)*. J. Phycol. 6: 137-149.

54. Dogde, J. D. and R. M. Crawford. 1970B. *The morphology anh fine structures of* Ceratium hirudinella (*Dinophyceae*). J. Phycol. 6: 137-149.

55. Doty, M. S. 1946. *Critical tide factors that are correlated with vertical distribution of marine algae and other organisms along the Pacific Coast*. Ecology 27: 315-328.

56. Dragovich, A., J. A. Kelly, Jr., and R. D. Kelly. 1965. *Red water bloom of a dinoflagellate* Ceratium furca Her. *In Hillsborough Bay, Florida*. Nature 207: 1209-1210.

57. Drebes, G. 1966. *On the life history of the marine plankton diatom* Stephanopyxis palmeriana. Helgoland. Wissen. Meeresunters. 13: 101-114.

58. Drebes, G. 1974. *Marines phytoplankton. Eine Auswahl der Helgolander Planktonalgen (Diatomeen, Peridineen)*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. Vi+ 186pp. Helgoland. Wissen. Meeresunters. 13: 101-114.

59. Dring, M. J. 1967. *Phytochrome in red algae,* Porphyra tenera. Nature 215: 1411-1412.

60. Ducker, S. C. 1965. *The structure and reproduction of the green alga* Chlorodesmis bulbosa. Phycologia 4: 149-162.

61. Ducker, S. C. 1967. *The genus Chlorodesmis (Chlorophyta) in the Indo-Pacific region*. Nava Hedw. 13:145-182.

62. Ducker, S. C. 1969. *Additions to the genus Chlorodesmis (Chlorophyta)*. Phycologia 8: 17-20.

63. Ducker, S. C., W. T. Williams, and G. N. Lance. 1965. *Numerical taxonomy of the Pacific forms of Chlorodesmis (Chlorophyta)*. Austral. J. Bot. 13: 489-499.

64. Dương Đức Tiến và Đặng Thị Sy. 2002. *Class Protococcophyceae. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp. Trang 695-743.

65. Đặng Đình Kim, Đặng Hoàng Phước Hiền, !999. *Công nghệ sinh học vi tảo*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, 202 tr.

66. Đặng Thị Sy. 1996. *Tảo silic vùng cửa sông ven biển Việt Nam. Luận án Tiến sĩ*.

67. Đặng Thị Sy. 2002. *Phyllum Bacillariophyta G. Karst. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp, trang 487-643.

68. Đoàn Văn Bộ. 1991. *Mô hình tính toán cấu trúc thẳng đứng sinh vật nổi vùng nước trồi biển Thuận Hải*. Tuyển tập báo cáo khoa học tại Hội nghị khoa học toàn quốc về biển lần thứ III. Tập I, trang 5-9.

69. Edelstein, T. 1970. *The life history of Gloiosiphonia capilaris (Hudson) Carmichael*. Phycologia 9: 55-59.

70. Edelstein, T., 1972. *On the taxonomic status of* Gloiosiphonia californica *(Farlow) J. Agardh (Cryptonemiales, Gloiosiphoniaceae)*. Syesis 5: 227-234.

71. Edelstein, T., and J. McLachlan. 1967. *Cystocarps and tetrasporangia on the same thallus in* Membranoptera alata *and* Polysiphonia urceolata. Br. Phycol. Bull. 3: 185-7.

72. Edwards, L. K. 1968. *Some non -aquatic epiphytic and lithophilous algae*. M. A. Thesis. The University of Texas at Austin.

73. Egerod, L. E. 1952. *An analysis of the siphonous Chlorophycophyta*. Univ. of Calif. Pub. Bot. 25:325-454.

74. Ellis, R. J., and L. Machlis. 1968. *Nutrition of the green alga Golenkinia*. Am. J. Bot. 55: 590-599.

75. Ettl, H. 1972. Pedinomonas minor Korschikoff, *ein einfacher Modellorganismus aus der Bereiche der kleinsten autotrophen Flagellaten.* Arch. Hydrobiol. Suppl. 41: 48-56.

76. Evans, M. H. 1971. *A comparison of the biological effects of paralytic shellfish poisons from clam, mussel and dinoflagellate*. Toxicon 9: 139.

77. Evitt, W. R. 1963. *Occurrence of the freshwater alga Pediastrum in Cretaceous marine sediments*. Am. J. Sci. 261: 890-893.

78. Feldmann, J., and G. Feldmann. 1942. *Recherches sur les Bonnemaisoniacées et leur alternance de générations*. Ann. Sci. Nat. Bot., Sér. 11, 3: 75-175.

79. Fitzgerald, G. P. 1969. *Some factors in the competition or antagonism among bacteria, algae, and aquatic weeds*. J. Phycol. 5: 351-359.

80. Fott, B. 1971. *Algenkunde*. 2nd ed. Gustav Fischer, Jena. 581 pp.

81. Fott, B. 1972. *Chlorophyceae (Tetrasporales). Das Phytoplankton des Suesswassers*. Part 6 of Volume102:473-480.

82. Francis, D. 1967. *On the eyespot of the dinoflagellate Nematodinium*. J. Exp. Biol. 47:495-502.

83. Friedmann, I. 1971. *Light and scanning electron microscopy of the endolithic desert algal habitat*. Phycologia 10: 411-428.

84. Fritsch, F. E. 1935. *The structure and reproduction of algae*. Vol. I. University Press, Cambridge. 791 pp.

85. Fry, W.L., and H. P. Banks. 1955. *Three new genera of algae from the upper Devonian of New York*. J. Paleontol. 2a: 37-44.

86. Gaarder, K. R. and G. R. Hasle. 1971. *Coccolithophorids of the Gulf of Mexico*. Bull. Mar. Sci. 21:519-544.

87. Gayral, P. 1965. *Monostroma Thuret, Ulvaria Rupr. Emend. Gayral, Ulvopsis Gayral (Chlorophycées, Ulotricales): structure, reproduction, cycles, position systématique*. Rev. Gén. Bot. 76:659-666.

88. Geesink, R. 1973. *Experimental investigations on marine and freshwater Bangia (Rhodophyta) from the Netherlands*. J. Exp. Mar. Biol. And Ecol. 11: 239-247.

89. Geitler, L, and H. Schiman-Czeika. 1970. *Uber das sogenannte Palmellastadium von Phaeothamnion confervicola*. Osterr. Bot. 56:718-722.

90. Goff, L.J. 1976. *Solitary bodies (S-bodies) in the parasitic red alga* Harveyella mirabilis *(Choreocolaceae, Cryptonemiales) Protoplasma* 89: 189-195.

91. Gordon-Mills, E.M., and E.L.McCandless. 1975. *Carrageenans in the cell walls of Chondrus crispus Stack. (Rhodophyceae, Gigartinales). I. Localization with Fluorescent antibody*. Phycologia 14:275-281.

92. Gorham, P. R. 1964. Toxic algae. In D. F. Jackson (Ed.) *Algae and Man*. Plenum Press. New York. pp. 307-336.

93. Grambast, L. J. 1974. *Phylogeny of the Charophyta*. Taxon 23:463-481.

94. Gray. J. 1960. *Fossil Chlorophycean algae from the Miocene of Oregon*. J. Paleont. 34: 453-463.

95. Grilli, C. M. 1974. *A light and electron microscopic study of the blue-green algae living either in the coralloid roots of* Macrozamia communis *or isolated in culture*. Giornale Bot. Ital. 108: 161-173.

96. Groover, R. D., and H. C. Bold. 1968. *Phycologycal notes. I. Oocystis polymorpha* sp. Nov. Southwestern Naturalist 13: 129-135.

97. Guiry, M. D. 1974. *A preliminary consideration of the taxonomic position of* Palmaria palmata *(Linnaeus) Stackhouse* = Rhodymenia palmata *(Linnaeus)* Greville. J. Mar. Biol. Assn. U. K. 54: 509-528.

98. Hanic, L. A., and J. S. Craigie. 1969. *Studies on the algal cuticle*. J. Phycol. 5: 89-102.

99. Harlin, M. M. 1973. *"Obligate" algal epiphyte:* Smithora naiadum *grows on a synthetic substrate*. J. Phycol. 9: 230-232.

100. Harris, D. O., and D. E. James. 1974. *Toxic Allgae*. Carolina Tips 37:13-14.

101. Harrison, W. G. 1976. *Nitrate metabolism of the red tide dinoflagellate* Gonyaulax polyedra Stein. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 21:199-209.

102. Hasle, G. R.. 1972. *Two types of valve processes in centric diatoms*. Beihefte Nova Hedw. 39:55-78

103. Heerebout, G. R. 1968. *Studies on the Erythropeltidaceae (Rhodophyceae-Bangiophycidae)*. Blumea 16: 139-157.

104. Hellebust. 1974. *Extracellular products*. Chapter 30 in Stewart, W. D. P. (Ed.) Algae Physiology and Biochemistry. Univ. of Calif. Press. Berkeley and Los Angeles 989pp.

105. Heywood, P., and P. J. Magee, 1976. Meiosis in Protists. *Some structural and physiological aspects of meiosis in algae, fungi and Protozoa*. Bact. Rev. 40: 192-240.

106. Hibberd, D. J. 1971. *Observations on the cytology and ultrastructure of the* Chrysamoeba radians Klebs (Chrysophyceae). Br. Phycol. J. 6:207-223.

107. Hirose, H., and S. Kumano. 1966. *Spectroscopic studies on the phycoerythrins from Rhodophycean algae with special reference to their phylogenetic relations.* Bot. Mag., Tokyo 79: 105-113.

108. Hoek, C. Van Den and A. Flinterman. 1968. *He life-history of* Sphacelaria furcigera Kuetz. (Phaeophyceae) Blumea 16:193-242.

109. Hoek, C. Van Den. 1963. *Revision of the European species of Cladophora* E. J. Brill.

110. Hofman, L.R. 1967. *Observations on the fine structure of Oedogonium. III. Microtobular elements in the chloroplasts of Oe. Cardiacum*. J. Phycol. 3:212-221.

111. Hoham, R. W. 1973. *Pleiomorphism in the snow alga.* Raphidonema nivale Lagerh. *(Chlorophyta), and a revision of the genus Raphidonema* Lagerh: Syesis 6: 243-253.

112. Hoshaw, R. W. 1965. *A cultural study of sexuality in* Sirogonium melanosporum. J. Phycol. 1:134-138.

113. Hoshaw, R. W. 1968. *Biology of the filamentous conjugating algae. In D. F. Jackson (Ed.) Algae, man and the environment*. Syracuse Univ. Press. Syracuse, NewYork. 554pp.

114. Humm, H. J. 1956. *Rediscovery of Anadyomene menziesii, a deep-water alga from the Gulf of Mexico*. Bull. Marine Sci. (Miami) 6: 346-348.

115. Hustede, H. 1964. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen Ueber den Generation- swechsel zwischen* Derbesia neglecca Berth. *and* Bryopsis halymeniae Berth. Bot. Mar. 6:134-142.

116. Jensen, J. B. 1974. *Morphological studies in Cystoseiraceae and Sargassaceae (Phaeophyceae) with special reference to apical organization*. Univ. Calif. Pub. Bot. 68, vi+61 pp.

117. Johansen, H. W. 1973. *Ontogeny of sexual conceptacles in a species of Bossiella (Corallinaceae)*. J. Phycol. 9:141-148.

118. Johnson, J. H., and K. Konishi, 1956. *Studies of Mississippian algae*. Colorado School of Mines Quarterly 51: V-131.

119. Jonson, S. 1962. *Sur la reproduction de l' Anadyomene stellata (Wulf.) Ag. de la Méditerranée*. C. R. Acad. Sci. (Pais). 255: 1983-1985.

120. Kao, C. Y. 1972. *Pharmacology of tetrodotoxin and saxitoxin*. Fed. Proc. 31:1117.

121. Kapraun, D. F. 1970, and E. H. Flynn. 1973. *Culture studies of* Enteromorpha linza (L.) J. Ag. *and* Ulvaria oxysperma *(kuetzing) Bliding (Chlorophyceae, Ulvales) from Central America*. Phycologia 12: 145-152.

122. Kesling, R. V., and A. Graham. 1962. *Ischadites is a dasycladacean alga*. J. Paleont. 36:943-952.

123. Khaleafa, A. F., M. A.M. Kharboush, A. Metwalli, A. F. Mohren, and A. Serum. 1975. *Antibiotic (fungicidal) action from extracts of some seaweeds*. Bot. Mar. 18:163-165.

124. Kies, L. 1967. *Oogamie bei Eremosphaera viridis* De Bary. Flora , Abt. B. 157: 1-12.

125. Kies, L. 1970. *Elektronmikroskopische Untersuchungen ueber Bildung und Struktur der Zyzotenwand bei* Micrasterias papillifera *(Desmidiaceae)*. I. Das Exospor. Protoplasma 70:21-47.

126. King, J. M. 1971. *Comparative studies of some palmelloid green algae*. Ph. D. Dissertation. The University of Texas at Austin, Texas. 254pp.349-352.

127. King, J. M. 1973. *Gloeococcus minutissimus* sp. Nov. isolated from soil. J. Phycol. 9: 349-352.

128. Klein, K. M., and A. Cronquis. 1967. *A consideration of the evolutionary and taxonomic significance of some biochemical, micromorphological and physiological characters in the Thallophytes*. Quart. Rev. Biol. 42:105-296.

129. Kol, E. 1968. Kryobiologie. *Biologie und Limnologie des Schnees und Eices I. Kryovegetation*. In Thienemann, A. Die Binnengewaesser Vol. 24. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart. 216pp.

130. Komarkova-Legenerová, J. 1969. *The systematics and ontogenesis of the genera Ankistrodesmus Cord and Monorophidium gen*. Nov. In Fott, B. (Ed.) Phycologycal Studies. Academia. Prague. Pp. 75-144.

131. Kornmann, P. 1938. *Zur Entwicklungsgeschichte von Derbesia und Halicystis. Planta* 28:464 - 470.

132. Kornmann, P. 1956. *Zur Morphologie und Entwicklung von* Percursaria percursa. *Helgoland*. Wissen. Meeresunter. 5: 259-272.

133. Kornmann, P. 1962. *Zur Entwicklung von* Monostroma grevilei *und zur systematische Stellung von* Gomontia polyrhiza. Ber. Deutsch. Bot. Gesell. Neue Folge 1: 37-39 (Algen Symposium Gottingen).

134. Kornmann, P. 1964C. *Der Lebenzyklus von* Acrosiphonia arcta. Helgoland. Wissen. Meeresunter. 11: 110-117.

135. Kornmann, P. 1964D. *Biologie von* Spongomorpha aeruginosa (L.) *van den* Hoek. Helgoland. Wissen Meeresunter. 11: 200-208.

136. Kristiansen, J. 1961. *Sexual reproduction in* Mallomonas caudata. Bot. Tids. 57: 306-309.

137. Kristiansen, J. 1963A. *Sexual and asexual reproduction in Kephyrin and Stenocalyx (Chrysophyceae).* Bot. Tids. 59: 244-254.

138. Kristiansen, J. 1963B. *Observation on the structure and ecology of* Synura splendida. Bot. Tids. 59:281-289.

139. Kurogi, M. 1959. *Influences of light on the growth and maturation of Concocelis-thallus of Porphyra. I. Effect of photoperiod on the formation of monosporangia and liberation of monospores (1).* Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. 15:33-42.

140. Kylin, H. 1923. *Studien uber die Entwicklungsgeschichte der Florideen.* K. Sv. Vet. Akad. Handl. 63911). 139pp.

141. Kylin, H. 1956. *Die Gattungen der Rhodophyceen.* Gleerup, Lund. Xv=673 pp.

142. Lang, N. J. 1963. *Electron-microscopic demonstration of plastids in Polytoma.* J. Protozool. 10:333-339.

143. Lange, W. 1970. *Cyanophyta-bacteria systems: Effects of added carbon compounds or phosphate on algal growth at low nutrient combinations.* J. Phycol. 6:230-234.

144. Leadbeater, B. S. C. 1971. *Observations on the life history of the Haptophycean alga* Pleurochrysis scherffelii *with special reference to the microanatomy of the different types of motile cells.* Ann. Bot. 35: 429-39.

145. Lebednik, P. A. 1977. *The Corallinaceae of Northwestern North America. I. Clathromorphum Foslie emend.* Adey. Syesis 9: 59-112.

146. Leedale, G. F. 1967. *Euglenoid Flagellates.* Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J.xiii+242pp.

147. Lerche, W. 1937. *Untersuchungen uber Entwicklung und Fortpflanzung in der Gattung Dunalella Arch.* Protistenk. 88:236-268.

148. Lewin, J. C., and C.-H. Chen. 1971. *Available iron: a limiting factor for marine phytoplankton, Limol.* Oceanog. 16: 670-675.

149. Lewin, R. A. 1975. *A marine Synechocystis (Cyanophyta, Chroococcales) epizoic on ascidians.* Phycologia 14: 149-152.

150. Lewin, R. A., and J. O. Meinhart. 1953. *Studies on the flagella of algae III. Electron micrographs of* Chlamydomonas moewusii. Can. J. Bot. 31:711-717.

151. Licari, G. R., P. E. Cloud, and W. D. Smith. 1969. *A new Chroococcacean alga from the Proterozoic of Queensland.* Proc. Nat. Acad. Sci. 62: 56-62.

152. Lin, H., M. R. Sommerfeld, and J. R. Swafford. 1975. *Light and electron microscope observations on motile cells of* Porphyridium purpureum *(Rhodophyta).* J. Phycol. 11: 452-457.

153. Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum.* Vols. 1, 2 In Stearn, W. T. 1957. Carl Linnaeus Species Plantarum. Roy. Society. London. 1200 pp.

154. Lippert, B. E. 1975. *Some factors affecting conjugation in Closterium*. Beih. Z. Nova Hedw. 42: 171-177.

155. Lokhorst, G. M., and M. Vroman. 1974. *Taxonomic studies on the genus Ulothrix* (Ulothricales, Chlorophyceae). II. Acta Bot. Neerl. 23: 369-398.

156. Mackie, W., and R. D. Preston. 1974. *Cell wall and intercellular region polysaccharides*. Chapter 2. In Stewart, W. D. P. (Ed.). Algal Physiology and Biochemistry. Univ. Calif. Press. Berkeley and Los Angeles. 989 pp.

157. Maekava, F. 1960. *A new attempt in phylogenetic classification of plant kingdom*. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Botany, 7: 543-569.

158. Mann, K. H. 1972. *Ecological energetics of the seaweed zone in a marine bay on the Atlantic coast of Canada. I. Zonation and biomass of seaweeds*. Mar. Biol. 12: 1-10.

159. Marchant, H.J. 1974. *Mitosis, cytokinesis and colony formation in* Pediastrum boryanum. Ann. Bot. 38: 883-888.

160. Massalski, A., G. F. Leedale. 1969. *Cytology and ultrastructure of the Xanthophyceae. I. Comparative morphology of the zoospores of* Bumilleria sicula Borzi *and* Tribonemss, New York. pp. 289-311.

161. McBride, G. E. 1974. *The seta-bearing cells of* Coleochete scutata *(Chlorophyceae, Chetophorales)*. Phycologia 13: 271-285.

162. Morris, I. 1967. *An introduction to the Algae*. Hutchinson University Library, London. 189 pp.

163. Mueller, D. 1972. *Life cycle of the brown alga* Ectocarpus fasciculatus var. *refractus* (Kuetz.) Ardis. *(Phaeophyceae, Ectocarpales) in culture*. Phycologia 11: 11-13.

164. Muscatine, L., J. E. Boyle, and D. C. Smith. 1974. *Symbiosis of the acoel flatworm* Convoluta roscoffensis *with the alga* Platymonas convolutae. Proc. R. Soc. Lond. B. 187: 221-234.

165. Nguyễn Hữu Đại. 2002. *Phyllum Phaeophyta. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp. Trang 643-671.

166. Nguyễn Văn Tiến. 2002. *Class Siphonophyceae. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp. Trang 766-797.

167. Nguyễn Văn Tuyên và Đặng Thị Sy. 2002. *Ordo Desmidiales. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp. Trang 798-840.

168. Nichols, H. W., 1973. *Growth media-freshwater*. Chapter 1 In stein, J. R. (Ed.). Handbook of Phycological Methods. Univ. Press. Cambridge. pp. 7-24.

169. Norris, D. R. 1969. *Possible phagotrophic feeding in Ceratium lunula* Schimper. Limnol. Oceanog. 14: 448-449.

170. Nováková, M. 1964. *Asterococcus Scherffel and Sphaerellocystis Ettl, two new genera of palmelloid green algae*. Acta Univ. Carol. Biol., Praha. No. 2: 155-166.

171. Oltmanns, F. 1922. *Morphologie und Biologie der Algen*. 2nd ed., Vol. II, Jena. Iv+439pp.

172. Oschman, J. L. 1966. *Development of the symbiosis of* Convoluta roscoffensis (Gruff) and *Platymonas* sp. J. Phycol. 2: 105-111.

173. Papenfuss, G. F. 1955. *Classification of the algae. In a century of progress in the Natural sciences*, 1853-1953. Calif. Acad. Sci., San francisco, pp. 115-224.

174. Pardy, R. L. 1974. *Some factors affecting the growth and distribution of the algal endosymbionts of* Hydra viridis. Biol. Bull. 147: 105-118.

175. Parker, B. C. 1961. *Facultative heterotrophy in certain soil algae from the ecological viewpoint*. Ecology 42: 381-386.

176. Patrick, R., and C. W. Reimer. 1966. *The Diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii*. Vol. 1. Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae. Monogr. of the Acad. of Natural Sci. of Philadelphia, No. 13. xi+688 pp.

177. Pearse, V. B. 1974. *Modification of sea anemone behavior by symbiotic Zooxanthellae: phototaxis*. Biol. Bull. 147: 630-640.

178. Peck, R. E. 1953. *Fossil charophytes*. Bot. Review 19: 209-227.

179. Percival, E., and R. H. McDowell. 1967. *Chemistry and Enzymology of Marine Algal Polysaccharides*. Acad. Press, London and New York. xii + 219 pp.

180. Pickett-Heaps, J. D. 1971. *Reproduction by zoospores in Oedogonium. I. Zoosporogenesis*. Protolasma 72:275-314.

181. Pickett-Heaps, J. D. 1972. *Cell division in* Cosmarium botrytis. J. Phycol. 8:343-360. Protolasma 72:275-314.

182. Pickett-Heaps, J. D. 1972E. *Cell division in* Klebsormidium subtilisimum *(formerly* Ulothrix subtilissima) *and its possible phylogenetic significance cytobist*: 59-77.

183. Pickett-Heaps, J. D. and Marchant. 1972. *The phylogeny of the green algae: a new proposol*. Cytobios 6: 255-264.

184. Prescott, G. W. 1966. *Algae of the Western great lakes Area*. W. C. Brown Co., Dubuque, Iowa. 348 pp.

185. Prescott, G. W. 1968. *The Algae*: a Review, Houghton - Mifflin Co., Boston. 436pp.

186. Prescott, G. W. 1970. *How to know the fresh - water algae*. W. C. Brown Co., Dubuque Iowa. 348 pp.

187. Proctor, H. N., S. L. Chan, and A. J. Trevor. 1975. *Production of saxitoxin by cultures of* Gonyaulax catenella. Toxicon 13: 1-9.

188. Procter, V. M. 1966. *Dispersal of desmids by waterbirds*. Phycologia 5: 227-232.

189. Provasoli. 1968. *Media and prospects for the cultivation of marine algae*. In Watanabe, A., and A. Hattori (Ed.) *Cultures and collections of algae*. Proc. U.S.-Japan Conf. Hakone. Sept. 1966. Jap. Soc. Pl. Physiol. 63-75.

190. Ramus J., and S. T. Groves. 1972. *Incorporation of sulfate into the capsula polysaccharide of the red alga Porphyridum* J. Cell Biol. 54:399-407.

191. Richards, J. S., and M. R. Sommerfeld. 1974. *Gamete activity in mating strains in* Chlamydomonas eugametos. Arch. Microbiol. 98: 69-75.

192. Richardson, W. N., and P. S. Dixon. 1968. *Life history of Bangia fuscopurpurea* (Dillw.) Lyngb. In culture. Nature 218: 496-497.

193. Rietema, H. 1970. *Life-histories of* Bryopsis plumosa *from European coast*. Acta Bot. Neerl. 19: 859-866.

194. Ringo, D. L. 1967. *Flagellar motion and fine structure of the flagellar apparatus in Chlamydomonas*. J. Cell Biol. 33: 543-571.

195. Ris, H., and D. F. Kubal. 1974. *An unusual mitotic mechanism in the parasitic Protozoan Syndinium* sp. J. Cell Biol. 60: 702-720.

196. Rose, M. 1925. *Sur quelques vemavques sur le plankton des cotes d' Annam et du golfe de Siam*. Note de l'Inst. Oceanog. Nhatrang, pp. 3-35.

197. Round, F. E. 1971. *The taxonomy of the Chlorophyta*. II. Br. Phycol. J. 6: 235-264.

198. Round, F. E. 1965. *The Biology of the Algae*. Edward Arnold, London. 269 pp.

199. Sauvageau, C.1929. *Sur le développêmnt de quelques Phéosporées*. Bull. Stat. Biol. Arcachon 26: 253-420.

200. Schlichting, H. E. 1970. *Airborne algae and protozoa*. Carolina Tips 33: 33-34.

201. Schlichting, H. E. 1971. *A preliminary study of algae and protozoa in seafoam*. Bot. Mar.14:24.

202. Schmid, R. 1976. *Septal pores in Prototaxites, an enigmatic Devonian plant*. Science 191: 287-288.

203. Schopf, J. W. 1970. *Pre-Cambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants*. Biol. Rev. 45: 319-352.

204. Schopf, J. W. 1976. *Are the oldest 'fossils' fossils?* Origins of life 7: 19-36.

205. Scott, J. L., and P. S. Dixon. 1973. *Ultrastructure of spermatium liberation in the marine red alga* Ptilota hypnoides. J. Phycol. 9: 85-91.

206. Shtina, E. A. 1974. *The principal directions of experimental investigation in soil algology with emphasis on the U.S.S.R*. Geoderma 12: 151-156.

207. Siebert, A. E. 1973. *A description of* Haplozoon axiothellae *n. sp., an ensymbiont of the polychaete* Axiothella rubrocincta. J. Phycol. 9: 185-190.

208. Silva, P. C., and G. F. Papenfuss. 1953. *A systematic study of the algae of sewage oxidation ponds. State water pollution control board, Sacramento*. Pub. No. 7. 35 pp.

209. Sigh, R. N. 1942. *Reproduction in Draparnoldiopsis indica* Bharadwaja. New Phytol. 4: 262-273.

210. Smith, G. M. 1933. *Fresh - water algae of the United States*. McGraw - Hill Book Co., NewYork. 719 pp.

211. Smith, G. M. 1950. *The fresh - water Algae of the United States*. 2nd editor. McGraw - Hill Book Co., New York. vii+719 pp.

212. Smith, G. M. 1955. *Cryptogamic Botany*. Vol. I. Mcgraw - Hill, New York. 546 pp.

213. Soederstroem, J. 1970. *Remarks on the European species of Nemalion*. Bot. Mar. 13: 81-86.

214. Sommerfeld, M. R., and H. W. Nichols. 1970. *Comparative studies in the genus Porphyridium* Naeg. J. Phycol. 6: 67-78.

215. Soyer. 1971, *Structure du noyau des Blastodinium* (Dinoflagelles parasites). *Division et condensation chromatique*. Chromosoma 33: 70-114.

216. Sparling. 1961. *A report on the culture of some species of Halosaccion, Rhodymemeniaceae and Fauchea*. Am. J. Bot. 48: 493-499.

217. Starr, R. C. 1953. *On the morphology and reproduction of* Characium saccatum Filarsky. Bull. Torrey Bot. Club 80: 308-313.

218. Starr, R. C. 1955. *Sexuality in* Gonium sociale (Dujardin) *warming*. J. Tenn. Acad. Sci. 30 : 90-93.

219. Starr, R. C. 1962. *A new species of* Volvulina playfair. Arch. Mikrobiol. 42: 130-137.

220. Steele, R. L. 1965. *Induction of sexuallity in two centric diatoms*. BioScience 15: 298.

221. Steidinger, K. A. 1973. *Phytoplankton ecology: a conceptual review based on eastern Gulf of Mexico reshearch*. CRC Critical Reviews in Microbiology 3: 49-68.

222. Stein, J. R., and C. C. Amundsen. 1967. *Studies on snow algae and fungi from the Front Range of Colorado*. Can. J. Bot. 45: 2033-2045.

223. Stewart, J. K. 1971. *The biology of the green alga* Characiosiphon rivularis Iyengar. Ph.D. Dissertation. The University of Texas at Austin.

224. Stosch, H. A. 1965. *Sexualitaet bei Ceratium cornutum (Dinophyta). Naturwissensch*. 52: 112 - 113.

225. Sundene, O. 1962. *Reproduction and morphology in strains of* Antithamnion boreale *originating from Spisbergen and Scandinavia*. Det Norske Videnskaps-Akad. Oslo. Mat.-Nat. KI. N.S. 5: 1-19.

226. Svedelius, N. 1931. *Nuclear phases and alternation in the Rhodophyceae*. Beih. Bot. Centralbl. 48: 38-59.

227. Swift, E., and E. G. Durbin. 1971. *Similarities in the asexual reproduction of the oceanic dinoflagellates*, Pyrocystis fusiformis, P. lunula and P. noctiluca. J. Phycol. 7: 89-96.

228. Takahashi, E. 1972. *Studies on genera Mallomonas and Synura, and other plankton in freshwater with the electron microscope. III. On three new species of Chrysophyceae*. Bot. Mag., Tokyo 85: 293-302.

229. Tatewaki, M. 1966. *Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in* Scytosiphon lomentaria. Phycologia 6: 62-66.

230. Taylor, F. J. R. 1976. *Flagellate phylogeny: a study in conflicts*. J Protozool. 23:28-40.

231. Taylor, F. J. R., Fukuyo, V. and Larsen, J. 1995. *Taxonomy of harmful dinoflagellates*. Manual on harmful marine microalgae, pp. 283-317.

232. Thomas, W. H. 1972. *Observations on snow algae in California*. J. Phycol. 8: 1-9.

233. Tiffany, L.H. 1937. *Oedogoniales: North American flora*. N. Y. Bot. Gard., Vol. 11, Pt. 1. 85pp.

234. Tôn Thất Pháp. 2002. *Phyllum Xanthophyta. Danh lục các loài thực vật Việt Nam*. Nhà xuất bản Nông nghiệp. Trang 485-486.

235. Trainor, F. R. 1958. *Control of sexuality in* Chlamydomonas chlamydogama. Am. J. Bot. 45: 621-626.

236. Tupa, D. 1974. *An investigation of certain Chaetophoraceen algae*. Beiheifte z. Nova Hedw. 46. 155pp.

237. Van Valkenburg, S. D. and R. E. Norris. 1970. *The growth and morphology of the silicoflagellate* Dictyocha fibula Ehrenberg *in culture*. J. Phycol. 6: 48-54.

238. Walne, P. L. 1966. *The effects of colchicine on cellular organization in Chlamydomonas. I. Light microscopy and cytochemistry*. Am. J. Bot. 53: 908-916.

239. West, J. A. 1970. *The life history of* Rhodochorton concrescens *in culture*. Br. Phycol. J. 5: 179-186.

240. Wetherbee, R. 1975. *The fine structure of* Ceratium tripos, *a marine armored dinoflagellates. I. The cell covering*. J. Ultrastr. Res. 50:58-64.

241. Whittle, S. J., and J. P. 1975. *The chloroplast pigments of the algal classes Eustigmatophyceae and Xanthophyceae. I. Eustigmatophyceae*. Br. Phycol. J. 10: 192-204.

242. Wilson, W. B. 1966. *The suitability of sea water for survival and growth of* Gymnodinium breve Davis; *and some effects of phosphorous and nitrogen on its growth*. Fla. Bd. Conserv. Mar. Lab. Prof. Pap. Ser. No. 7. 42 pp.

243. Wilton, J. W., and E. G. Barham. 1968. *A yellow-water bloom of* Gymnodinium flavum Kofoid & Swezy. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2: 167-173.

244. Wood, E.J.F. 1954. *Dinoflagellates in the Australian region*. Austral. J. Mar. Freshw. Res. 5:171-351.

245. Wornardt, W. W., Jr. 1969. *Diatoms, past, present, future*. In Proc. of the First Intern. Conf. On Planktonic Microfossils. (Ed., P. Broennimann and H. H. Renz). Leiden, Brill. pp. 690-714.

246. Wylie, P. A., and H. E. Schlichting. 1973. *A floristic survey of corticolous subaeriel algae in north Carolina*. J. Elisha Mitchell Sci. Soc. 89: 179-183.

247. Wynne, M.J. 1969. Platysiphonia decumbens sp. *Nov., a new member of the Sarcomenia group (Rhodophyta) from Washinton*. J. Phycol. 5:190-202.

248. Yabu, H. 1969B. *Mitosis in* Porphyra tenera Kjellm. Bull. Fac. Fish., Hokkaido Univ., 20: 1-3.

NHÀ XUẤT BẢN ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

16 Hàng Chuối - Hai Bà Trưng - Hà Nội

Điện thoại: (04) 9715012; (04) 7547936. Fax: (04) 9714899

E-mail: nxb@vnu.edu.vn

★ ★ ★

Chịu trách nhiệm xuất bản:

Giám đốc: PHÙNG QUỐC BẢO

Tổng biên tập: PHẠM THÀNH HƯNG

Chịu trách nhiệm nội dung:

Hội đồng nghiệm thu giáo trình

Trường ĐHKHTN – Đại học Quốc gia Hà Nội

Người nhận xét: GS. TSKH. ĐẶNG ĐÌNH KIM

TS. TRẦN ĐÌNH NGHĨA

Biên tập: PHÙNG ĐỨC HỮU

Chế bản: PHÙNG ĐỨC HỮU

Trình bày bìa: NGỌC ANH

TẢO HỌC

Mã số: 1K-22ĐH2005

In 1000 cuốn, khổ 19x27 tại Nhà in Đại học Quốc gia Hà Nội

Số xuất bản: 179/56/XB-QLXB, ngày 17/1/2005. Số trích ngang: 105KH/XB

In xong và nộp lưu chiểu quý II năm 2005